P2260

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME VI.

FASCICULE UNIQUE.

Jean F. LEROY.

ETUDE SUR LES JUGLANDACEAE

A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1955

Source : MNHN | Paris

Source: MINH,

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Série B, Botanique

TOME VI.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1955

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

J. F. Leroy, Etude sur les *Juglandaceae*. A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit..... 1-246

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B. Botanique. Tome VI, fascicule unique. — Pages 1 à 246.

ETUDE SUR LES JUGLANDACEAE

A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit

par Jean F. Leroy.

TABLE.

Pages

Introduction 5

I. — *Historique* 11
Antiquité 11
Avant C. de Candolle et le Prodrome (1864) 11
C. de Candolle et les monographes de la famille 12
Travaux partiels 14
Conclusions 16

II. — *Matériel et Techniques* 18
§ 1. — Matériel 18
§ 2. — Techniques 20
§ 3. — Terminologie 20
§ 4. — Orientation des figures 22

Première partie 23

III. — *Morphologie de l'appareil reproducteur et Carpologie* 23
1. — *Juglandoideae* J. F. Leroy.
§ 1. — Genre *Juglans* L. 23
A. — Morphologie statique 23
Appareil reproducteur 23

Source : MNHN, Paris

Fruit adulte 24
Anatomie vasculaire de la fleur ♀ et du fruit. 29
B. — Morphogenèse et Histogenèse du gynécée 41
C. — Résumé, Discussion et Conclusions 48

§ 2. — Genre *Carya* Nutl. 54
Appareil reproducteur 54
Fruit adulte 54
Structure vasculaire de la fleur ♀ et du fruit 59
Résumé et conclusions 65

§ 3. — Genre *Annamocarya* A. Chev. 66
Généralités 66
Fruit adulte 71
Structure vasculaire de la coque 75
Précisions morphologiques sur la fleur ♀ 77
L'ancestralité d'*Annamocarya* 80

§ 4. — Le groupe *Annamocarya-Carya-Juglans* :
Faits et Interprétations 82

2. — *Oreomunnoideae* J. F. Leroy.

§ 1. — Genre *Pterocarya* Kunth. 86
A. — Morphologie statique 86
Appareil reproducteur 86
Fruit adulte 87
Anatomie et Histologie de la fleur ♀ 90
Etude d'une inflorescence ♂ chez *P. stenoptera* 95
B. — Morphogenèse et Histogenèse du gynécée 98
C. — Résumé et Conclusions 101

§ 2. — Genre *Alfaroa* Standl. 103
Appareil reproducteur 104
Anatomie et Histologie de la fleur ♀ 105
Fruit adulte 110
Résumé 113
Remarques et Conclusions 116

§ 3. — Genre *Oreomunnea* Oerst. 118
Appareil reproducteur 119
Anatomie et Histologie de la fleur ♀ 121
Structure du fruit 123
Résumé et Conclusions 125

§ 4. — Genre *Engelhardtia* Leseh. 126
Appareil reproducteur 128
Anatomie et Histologie de la fleur ♀ 128

Source : MNHN, Paris

L'évolution des stigmates dans le groupe *Alfaroa-Oreomunnea-Engelhardtia* 133
Résumé et Conclusions 135

§ 5. — Genre *Platycarya* Sieb. et Zucc. 137
Appareil reproducteur 138
Anatomie du fruit 139
Anatomie et Histologie de la fleur ♀ 141
Résumé et Conclusions 150

DEUXIÈME PARTIE 151

IV. — *Paléocarpologie* 151

1. — Le groupe *Juglans* — *Carya* 152
§ 1. — Critères de détermination 152
§ 2. — *Carya* et *Juglans* fossiles 157

2. — Le genre *Petrophiloides* 172
Conclusions 172

TROISIÈME PARTIE 173

V. — *A la recherche d'une conception cohérente de la fleur angiospermienne.* Les théories acarpiques. Apex végétatifs et apex reproducteurs 173

§ 1. — L'unité de la pousse végétative 174
Fondements de la conception unitaire 175
Les arguments histogénétiques 177
Les apports de la Morphogénétique expérimentale. 178

§ 2. — Théorie acarpique de J. M. THOMPSON 182
Le follicule de Nigelle 185
Critiques et Commentaires 188

§ 3. — Théorie acarpique de V. GRÉGOIRE 192

§ 4. — La transformation de l'apex végétatif en apex floral (ou inflorescentiel) 197

VI. — *Le type floral juglandacéen et l'intégration générale des faits. Conclusions* 207

Considérations générales 207
La fleur angiospermienne 209
Le méristème médullaire et son rôle dans la construction de la fleur ♀ et du fruit des Juglandacées 210
Le méristème sporogène 211
Croissances intercalaires et hétérochrones (= allométriques). 212

Source : MNHN, Paris

Les caractères remarquables de la fleur ♀ des Juglandacées et leur interprétation 217
Taxonomie et Phylogénétique devant la conception unitaire. 221

Résumé 223

Bibliographie 226

Explication des planches 239

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION.

« Car il n'aime le détail que pour le fil conducteur auquel il peut se relier, et non pas le document pour le document ».

R. HEIM.
(Préface à Buffon, 1952).

C'est par une voie discursive que le thème de ce travail s'est imposé à moi. Mes premières recherches sur les Urticales devaient m'amener rapidement à rencontrer, parmi les familles semblant apparentées aux Ulmacées, une plante fort curieuse, originaire de Chine et décrite excellemment par HANDEL-MAZZETTI sous le nom de *Rhoiptelea*. Les auteurs s'étaient partagés, sans que leurs positions fussent toujours bien étayées, pour la placer tantôt dans les Urticales, tantôt dans les Juglandales. Une étude spéciale et minutieuse de la famille monotypique des Rhoiptéléacées s'imposait, et je commençais de l'entreprendre quand le Professeur H. HUMBERT m'appela à collaborer à la rédaction de la Flore générale de Madagascar, me proposant, outre les Ulmacées, deux familles d'Apétales, faiblement représentées dans la Grande Ile, les Salicacées et les Myricacées. C'est alors que des problèmes se posèrent à moi, plus urgents, plus attirants peut-être que ceux entrevus chez les Urticales.

C'était d'abord la présence incongrue, au sein d'une famille jusqu'alors homogène, du genre *Canacomyrica* Guillaumin qui retint alors mon attention. Décrit avec des caractères étranges — comme celui de la disposition de l'ovule anatrope, à micropyle infère, pendant à l'extrémité d'un long funicule — isolé, de plus, en Nouvelle-Calédonie, ce genre exigeait que fussent reconsidérés les fondements mêmes de la famille des Myricacées.

Mais on n'aborde pas, pour aussitôt la quitter, l'étude de plantes « aberrantes » comme *Rhoiptelea* et *Canacomyrica*. Touchant ainsi aux Juglandales, je fus tout naturellement entraîné à examiner de pures Juglandacées, fort curieuses elles aussi, comme *Annamocarya* A. Chev., puis *Oreomunnea* Oerst. et *Alfaroa* Standl. genres qui devaient bientôt m'occasionner de vives surprises. Je m'avisai même que la simple noix de *Juglans* n'avait pas encore livré certains secrets de ses caractères internes, et j'y découvris, visibles à l'œil nu, des traits nouveaux fort importants. Irrésistiblement, sans plan préconçu, simplement comme par l'effet d'une déjà longue familiarité avec ces plantes, la matière à élaborer se révélait dans toute sa complexité en

Source : MNHN, Paris

même temps que l'unité du sujet prenait corps et s'imposait à mon esprit : découvrir les structures dans une première étape, en suivre la genèse pour les comprendre ; finalement intégrer dans une théorie les aspects, les processus morphologiques de la floraison et du développement post-floral. Intégrer dans une théorie ! mais quelle théorie ?

Beaucoup d'auteurs, et non des moindres, s'étant efforcés d'embrasser la réalité offerte par *Juglans* ou *Carya*, il en est résulté une accumulation impressionnante de documents sur ces genres et un faisceau d'interprétations discordantes, voire opposées. Là comme ailleurs, avec la noix comme avec la pomme, la banane ou le légume, la silique ou l'akène, les controverses plus que centenaires n'ont rien perdu de leur acuité passée. Ainsi la fleur femelle et le fruit des Juglandacées posent un problème d'ordre général et dont la solution ne peut être qu'universelle. J'entends par là qu'il s'agit de savoir s'il y a un hiatus absolu entre la fleur infèrovariée et la fleur supèrovariée, entre la placentation terminale et la placentation appendiculaire. Peut-on passer de l'un à l'autre type ? Et alors comment ? Quels sont les processus qui interviennent dans l'un et l'autre cas ? De la réponse donnée dépend, dans une large mesure, la classification naturelle des plantes, l'établissement de lignées phylogénétiques, et peut-être même aussi la découverte de la clé de leur distribution géographique.

Je n'ai étudié, bien partiellement d'ailleurs, et incomplètement, que quelques genres d'une petite famille, mais nourri des travaux de Morphologie florale, notamment des œuvres éminentes des maîtres contemporains, je ne me suis pas refusé à accéder à la plate-forme des idées générales, à y chercher, après tant d'autres, à la faveur du regain d'actualité dont bénéficient ces questions, la voie qui pourrait conduire un peu plus loin. Il n'est à aucun moment entré dans mes intentions d'écrire une monographie des Juglandacées. Qu'on ne s'attende pas à trouver ici un exposé d'ensemble, mais simplement une *thèse* dictée par les faits, eux-mêmes triés en tant que participant directement à la construction de l'édifice. J'ai délibérément laissé de côté un secteur considérable de recherches. Du seul point de vue de ma démarche, et l'on pourra m'en faire grief si l'on fait abstraction des nécessités matérielles de tous ordres, je ne me dissimule ni les faiblesses, ni les lacunes de ma simple *contribution*. J'aurais dû me pencher sur l'ontogenèse inflorescentielle, sur les stades précoces de morpho- et d'histogenèse florales, sur la transformation des apex. J'aurais dû aussi faire une place aux fleurs mâles. Il n'est pas même jusqu'à la simple anatomie statique qui n'exige de nouvelles investigations. Il faudra un jour faire une étude précise de l'ontogenèse florale d'*Annamocarya*, d'*Alfaroa*, d'*Oreomunnea*, d'*Engelhardtia*, de *Platycarya*. La moisson de résultats obtenus sera payante.

J'ai, à tant d'imperfections, diverses excuses. D'abord le souci de ne pas accroître à l'excès le volume de ce mémoire. Ensuite l'insuffisance du matériel dont je disposais. J'ai d'ailleurs le sentiment intime, dans la mesure où j'ai pu sonder la structure des plantes que je viens

Source : MNHN, Paris

de nommer, qu'aucune révolution morphologique ne résultera d'études ultérieures. Tel quel, le présent volume, c'est ma conviction, donne une image valable du type structural de la fleur femelle et du fruit des Juglandacées.

Je m'attends quand même à une objection majeure : pourquoi omettre d'aborder, en quelque détail, la question de la classification naturelle de la famille : j'avoue, en réponse, n'avoir pu parvenir encore à me prononcer catégoriquement dans la querelle des écoles qui ballotte les Juglandacées des Amentifères aux Sapindales, encore que j'incline pour une étroite parenté avec les premières. Il faudra entreprendre l'étude ontogénétique des Sapindales, poursuivre celle des Amentifères avant de pouvoir énoncer un jugement ferme. Mais nous ne doutons guère que l'ontogénétique comparative soit à même de nous en donner un jour les éléments.

*
**

Le présent travail se décompose en trois parties d'importance inégale :

1) La fleur femelle et le fruit sont présentés et étudiés du point de vue de l'Anatomie vasculaire et, chaque fois que cela est possible, de l'ontogénétique chez les 8 genres de la famille. Je dois dire ici que, pour des raisons qui apparaîtront à la lecture de cet ouvrage, j'ai été amené à grouper les genres en deux sous-familles : les Juglandoïdées (*Juglans, Carya, Annamocarya*) et les Oréomunnoïdées (*Oreomunnea, Alfaroa, Engelhardtia, Pterocarya, Platycarya*). Est-ce là une classification naturelle ? N'étaient *Pterocarya* et *Platycarya* j'en serais absolument convaincu. A la vérité ces deux genres sont assez isolés et ne sont ainsi placés que provisoirement, en tout cas sous quelque réserve.

Dans le mode d'exposition ici adopté, si les Juglandoïdées précèdent les Oréomunnoïdées, je demande au lecteur de n'y voir aucune indication d'ordre phylogénétique. Des raisons diverses m'ont déterminé à procéder de la sorte, et qui relèvent d'un souci didactique : *a*) la noix de *Juglans* est banale, familière à tous, donnée comme type de structure dans la plupart des manuels scolaires de Botanique ; *b*) l'arbre aussi est bien connu, cultivé un peu partout en France ; *c*) c'est sur ce genre qu'a porté le premier travail d'Anatomie vasculaire florale sur la famille, dû à VAN TIEGHEM (1869) ; *d*) enfin, c'est la noix de *Juglans*, la fleur femelle de *Juglans* qui ont été au centre des controverses d'écoles depuis un siècle. On peut dire que, *Carya* mis à part, toutes les études approfondies de la famille n'ont été, en fait, que des études sur *Juglans*. Voulant aller, quant à moi, du connu à l'inconnu, mon point de départ ne pouvait être que *Juglans*, suivi de *Carya* qui a été en Amérique, du point de vue scientifique, une sorte de *Juglans regia*.

Source : MNHN, Paris

Pour ce qui est des Oréomunnoïdées, on pourra s'étonner de trouver comme chef de file non pas *Oreomunnea* mais *Pterocarya*, puis *Alfaroa*. J'ai à invoquer ici deux arguments. A beaucoup d'égards *Pterocarya* établit une liaison entre les deux sous-familles ; il a, notamment avec *Juglans* bon nombre de caractères en commun. Quant à *Alfaroa*, genre typique de la sous-famille, avec *Oreomunnea* dont il est extrêmement proche, il doit de précéder celui-ci au fait accidentel que j'ai pu m'en procurer un matériel relativement abondant. *Platycarya* se trouve tout naturellement rejeté en fin de chapitre en considération surtout du fait de son isolement morphologique dans la sous-famille.

2) La morphologie dynamique trouve, dans les Juglandacées, une famille de choix, en ce sens qu'elle peut disposer d'une belle collection de fruits fossiles souvent en excellent état de conservation. Cette deuxième partie envisage donc les données paléocarpologiques.

3) Enfin, la dernière partie de ce mémoire établit le passage du plan des Juglandacées au plan général. Un essai de synthèse et d'interprétation des faits est présenté. C'est l'exposé théorique des thèses générales de Morphologie florale et des critiques qu'elles semblent appeler. C'est la recherche d'une conception cohérente de la fleur angiospermienne intégrant en particulier les données fondamentales acquises dans l'étude de cette famille-clé que sont les Juglandacées.

***

Ces recherches n'auraient pu être entreprises, ni poursuivies sans l'estime et l'aide éclairée dont j'ai bénéficié auprès des éminents botanistes du Muséum : M. le Professeur Aug. Chevalier, membre de l'Institut, à qui je dois d'être devenu un naturaliste et auquel je suis attaché par les liens d'une profonde affection ; M. le Professeur Roger Heim, membre de l'Institut, Directeur du Muséum, qui, depuis plus de dix ans, m'honore d'une constante confiance ; M. le Professeur H. Humbert, membre de l'Institut, qui m'a suggéré des travaux et auprès de qui j'ai toujours trouvé le plus bienveillant accueil.

Avant même d'avoir donné de la valeur scientifique qu'on était en droit d'exiger de moi des preuves solides, alors que les garanties que j'offrais n'étaient guère plus que des présomptions, je me suis vu porté par eux à un rang qui témoignait pour une large part leur confiance et, si mes recherches d'hier et d'aujourd'hui méritent quelque intérêt, leur intuition de ce que je pouvais et voulais faire. Je n'oublierai jamais cet accueil à l'orée d'une carrière.

Pour des raisons du même ordre, MM. les Professeurs L. Bertin, A. Loubière, Th. Monod et mon ami R. Portères, professeur au Muséum, quoique non liés à la genèse du présent travail, me permettront cependant de leur adresser toute ma gratitude.

J'ai pu, grâce à ces savants et à tous les professeurs du Muséum,

Source : MNHN, Paris

occuper un poste et m'adonner avec passion à la recherche, dans une maison illustre, avec la volonté de découvrir ou de construire.

Il me faut faire une place spéciale à M. le Professeur L. PLANTEFOL. D'abord parce qu'il a bien voulu, non seulement s'intéresser à mes recherches, mais encore accepter la tâche ingrate de présider mon jury de thèse. Qu'il veuille bien croire que je suis très sensible à cet honneur.

Mais j'ai une raison plus profonde sans doute de lui rendre ici un déférent hommage. La pensée morphologique de ce Maitre, en même temps qu'elle donnait à tel chapitre sclérosé de notre Botanique une impulsion neuve — dont j'ai sans doute profité — éclairait aussi plus directement mon chemin en offrant des faits, suggérant des hypothèses, commandant la réflexion. Ce travail, on s'en convaincra à la lecture, doit beaucoup à l'œuvre de M. PLANTEFOL.

Mon savant ami, M. le Professeur M. CHADEFAUD, me permettra de lui exprimer ma reconnaissance pour l'intérêt qu'il a porté à mes observations sur *Annamocarya* et qu'il a bien voulu étendre, depuis, à l'ensemble de mon travail. Je lui dois, par l'effet de ses critiques qui l'avaient un instant ébranlée, une conviction mieux éclairée, quoique, finalement, assez différente de la sienne.

J'adresse à M. le Professeur A. DE CUGNAC mes sentiments de bien vive et spéciale satisfaction de le voir figurer au sein de mon jury, et je le prie de croire à ma sincère gratitude.

Mais le résultat obtenu ne tient pas seulement, hélas ! aux maîtres qui vous enseignent ou vous encouragent, et c'est à moi d'être jugé, qui suis, en définitive, le seul auteur de cet ouvrage. Ai-je tiré profit, au mieux, d'autant de privilèges ? Ils n'en ont pas moins été, en tout cas, et je m'en sens très obligé.

D'autre part, ce travail n'eût pu être mené à bien sans le concours de savants qui, à des titres divers, méritent de ma part une grande reconnaissance.

J'adresse tout particulièrement mes profonds remerciements à ceux d'entre eux qui, disposant de collections, n'ont pas hésité à me les communiquer, parfois dans leur totalité : M. le Professeur Dr AHRENS, de Krefeld ; M. ASSELBERGHE, Directeur de l'Institut géologique et M. ROME, Conservateur du Musée de Paléontologie de l'Université de Louvain ; M. le Professeur Ch. BAEHNI, Directeur du Conservatoire et des jardins botaniques de Genève ; M. A. BERSIER, Conservateur du Musée Géologique de Lausanne ; M. W. N. EDWARDS, Conservateur du Département de Géologie du British Museum ; M. Jules FAVRE, Conservateur du Service de Paléontologie au Musée d'Histoire Naturelle de Genève ; M. C. E. KOBUSKI, Conservateur de l'HERBIER de l'Arnold Arboretum à l'Université Harvard ; Sir Edward SALISBURY, Directeur des Jardins Royaux de Botanique à Kew ; M. A. C. SMITH, Conservateur de la Smithsonian Institution à Washington.

Source : MNHN, Paris

Je ne saurais oublier non plus tous ceux qui ont bien voulu répondre à mes lettres et me donner des renseignements de divers ordres : Miss CHANDLER, du British Museum ; M. le Professeur G. DUBOIS, Directeur du Laboratoire de Géologie de l'Université de Strasbourg ; M. le Professeur ERDTMAN, de Stockholm ; M. Alfonso JIMENEZ M. chargé de la Section de Botanique au Museum National de San José de Costa Rica ; M. le Professeur KIRCHHEIMER, de Krefeld ; Mlle S. LECLERC, Professeur de Paléontologie végétale à l'Université de Liége ; M. le Professeur MARTENS, de l'Université de Louvain ; M. le Professeur J. M. THOMPSON, de l'Université de Liverpool, à qui je suis spécialement redevable ; M. le Professeur P. W. THOMSON, de l'Université de Bonn ; M. E. WEGMANN, de l'Institut de Géologie de l'Université de Neufchâtel.

Plusieurs savants français que je n'aurai garde d'oublier m'ont aussi prêté leur concours. Ce sont M. le Professeur Jean ORCEL et mon ami Didier NORMAND, Directeur de Laboratoire au Centre Forestier Tropical de Nogent-sur-Marne, grâce auxquels j'ai pu disposer à mon gré, dans leur laboratoire respectif, d'un appareillage photomicrographique. Ils savent, l'un et l'autre, quelle grande affection je leur porte.

J'ajouterai, ici, le nom de M. le Professeur MANGENOT, Directeur de l'Institut de Recherches d'Adiopodoumé, à qui je suis heureux de témoigner publiquement l'expression de mes bien respectueux sentiments.

Mon ami ROGER, Sous-Directeur au Muséum, m'a aussi aidé en quelque mesure, et, si l'étude aux rayons X de la coque d'*Annamocarya* n'a pas donné les résultats espérés, ce n'est pas faute d'y avoir consacré un temps précieux.

Je remercie Mme HOFFMANN-PETIT, Mlle CHATELET, Mme L. HERVÉ, Mme PLU, M. WILLMANN, aides-techniques et techniciens de laboratoire, ainsi que M. G. VILLAIME, qui ne m'ont pas ménagé leur concours depuis des années.

Enfin je ne manquerai pas au devoir de remercier bien vivement, et du fond du cœur, tous ceux qui ont permis que ce mémoire pût être publié : encore une fois M. le Professeur R. HEIM, puis MM. R. PORTÈRES, Professeur au Museum, R. BLAIS, Directeur de l'Ecole Supérieure du Bois, PETITHUGUENIN, Président de l'Institut des Fruits et Agrumes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I.

HISTORIQUE SOMMAIRE (1).

Antiquité.

Les auteurs grecs THÉOPHRASTE et DIOSCORIDE parlent du Noyer sous le nom de κάρυα. Le mot, d'après PLINE, exprime la pesanteur de tête (κάρος, somnolence), allusion à la forte odeur de l'arbre et des feuilles. Les latins usaient d'un terme « étymologiquement honorifique », *Juglans* (*Jovis glans*, gland de Jupiter), et PLINE (2) qui rapporte cette origine le désigne ainsi.

Avant C. DE CANDOLLE et le Prodrome (1864).

C'est LINDLEY (1836) qui créa la famille des *Juglandaceae* mais c'est A.-P. DE CANDOLLE (Th. élem., 1813) qui le premier avait considéré l'unique genre *Juglans* connu à l'époque comme représentant une famille spéciale qu'il nomma Juglandées et classa parmi ses Calycillores, entre Xanthoxylées et Térébinthacées. Jusqu'en 1818 la science n'a connu que notre *Juglans* auquel Linné attribuait cinq espèces. Mais très rapidement dans la décennie, ou presque, qui suit la reconnaissance de la famille par A.-P. DE CANDOLLE, plusieurs unités nouvelles sont proposées. C'est d'abord *Carya* Nuttall (1818), puis *Pterocarya* Kunth (1824), puis *Engelhardtia* Leschenault (1825). Ces deux derniers genres, encore ignorés de LINDLEY quand il publie son « Natural Systeme » (1830), ne figureront que dans la deuxième édition (1836) de cette œuvre. Dans cette dernière plusieurs variantes sont apportées: les Juglandées deviennent, suivant la nouvelle règle qu'il applique à nombre de familles, les *Juglandaceae*. Il voit, se fondant surtout sur les caractères des *chatons* à fleurs *unisexuées* et des *sépales supères*, les affinités des Juglandacées avec les Cupulifères plutôt qu'avec les Térébinthacées. Ce faisant, il opte contre A.-P. DE CANDOLLE pour l'ordre des Apétales — redéfini par ENDLICHER au même moment — et donne une orientation nouvelle à la classification. Dès lors, et jusqu'à nos

(1) Cet historique sera limité aux grandes lignes. C'est à l'occasion des faits ou problèmes particuliers, et pour ce qui précisément les concerne, qu'il sera repris et développé dans le cours de notre travail.

(2) Liv. XV, chap. XXIV ; liv. XXIII, chap. LXXVII (Trad. Littré, 1883).

Source : MNHN, Paris

jours, deux grandes tendances vont se manifester parmi les botanistes, ralliant l'une et l'autre de nombreux adeptes ; tendances déjà ébauchées chez LINNÉ qui, dès 1751 (*Phil. Bot.*), puis dans ses *Praelectiones* (1792) place *Juglans* avec *Corylus, Myrica, Quercus*, à côté de *Pistacia*, le tout formant son cinquantième ordre des *Amentaceae*.

Pour les uns, *Juglans* et *Pistacia* vont de pair ; pour les autres c'est là un rapprochement artificiel, fondé au plus sur une évolution parallèle ou des convergences, mais non sur une parenté profonde, et *Juglans* ne saurait, pour eux, se situer en dehors des Amentifères vraies. On voit successivement des auteurs comme A.-L. DE JUSSIEU (*Gen.*, 1789) imitant d'ailleurs en cela B. DE JUSSIEU (1759) comme KUNTH (*Ann. Sc. Nat.*, 1824), comme BARTLING (*Ord. nat.*, 1830), comme ENDLICHER (*Gen.*, 1835-40), comme MEISNER (*Gen.*, 1843), mettre ensemble *Pistacia* et *Juglans*.

Avec LINDLEY prend corps la nouvelle conception qu'adopteront BRONGNIART (1843) et Adrien DE JUSSIEU (*Tax.*, 1848).

Les matériaux s'accumulent et bientôt une bonne monographie d'ensemble pourra être tentée. Deux genres nouveaux sont découverts : *Platycarya* Sieb. et Zucc. (1843), *Oreomunnea* Oerst. (1856). De nombreux fruits fossiles, bien conservés, sont mis à jour et les paléontologistes de la première moitié du XIX^e^ siècle (STERNBERG, COEPPERT, HEER, BRONGNIART, UNGER, LUDWIG, GAUDIN et STROZZI, A. BRAUN, ETTINGSHAUSEN) créent beaucoup d'espèces d'après ces trouvailles.

C. DE CANDOLLE (1862-1864) et les monographes de la famille.

Travail de base, la monographie de C. DE CANDOLLE comme toutes celles du Prodrome, a ceci de particulier qui tient en deux points : d'abord au moment où elle est rédigée presque tous les genres de la famille sont connus et leur nombre ne s'accroîtra par la suite que de deux unités (*Alfaroa* et *Annamocarya*) ; ensuite, la diversité structurale y est représentée dans presque toute sa gamme, et seule la découverte toute récente d'*Annamocarya* introduira un élément nouveau. Vraiment la quasi-totalité des données du problème sont réunies. Et, s'il a fallu attendre 1953 pour que l'existence d'échantillons fossiles éocènes de *Platycarya* fût reconnue, ils n'en existaient pas moins depuis longtemps dans les collections sous le nom de *Petrophiloides* Bowerbank (1840). S'il a fallu attendre 1927 pour que le curieux genre *Alfaroa* Standley, d'Amérique centrale, apportât un élément structural franchement différent de ce sur quoi l'on avait coutume de se pencher, le genre d'OERSTED, dès 1856, eût pu fournir des indications du même ordre. Seul *Annamocarya* permettra une progression sensible dans l'interprétation du gynécée.

C. DE CANDOLLE reconnaît, dans son Mémoire (1862), que « les affinités de cette famille très naturelle sont encore obscures ». Pour lui, plusieurs caractères importants, tenant aux fleurs et aux feuilles, rapprochent les *Pistacia* et, en général, les Anacardiacées des Juglanda-

Source : MNHN, Paris

cées. Mais arguant des caractères de *Platycarya* dont la fleur femelle évoque si bien celle des Myricacées, il établit un lien, qui lui paraît d'ailleurs plus apparent que réel, entre cette dernière famille et les Juglandacées. Dans le Prodrome (1864), il intercale les Juglandacées entre Corylacées et Myricacées, tout en maintenant sa manière de voir : « *Ordo Terebinthaceis, per Anacardiaceas* et *Myricaceis, per Myricam Gale affinis* ».

La fin du XIX[e] siècle voit la floraison des grandes monographies : Eichler (1878), Solereder (1888), Baillon (1892), Engler (1894), mais elles ne modifient pas sensiblement les idées en cours. Notons cependant qu'Engler accepte le genre *Oreomunnea* que la plupart des auteurs se sont obstinés à classer, depuis C. de Candolle, dans *Engelhardtia*. Pour lui les Juglandacées vont avec les Myricacées, Salicacées, Fagacées, etc... Tout autre est la position de Baillon. On sait que cet auteur adopta un système de classification singulier, dont la paternité revient à Payer (*Leçons*, 1872) et selon lequel les caractères fondamentaux doivent être recherchés dans l'ovaire. Baillon range les Juglandacées sous la rubrique *Gamocarpellie centrale*, et il les y fait voisiner avec des familles aussi éloignées que Primulacées ou Loranthacées. Rien de plus artificiel que cette classification.

En 1914, l'Allemand K. Nagel publie un beau mémoire sur les Juglandacées: c'est une étude importante, qui fait appel à diverses disciplines : anatomie, paléontologie, morphologie, géographie, et qui envisage les faits sous un angle nettement phylogénétique. Plusieurs des subdivisions qu'il propose à l'intérieur des genres deviendront classiques, mais ses vues sur l'évolution paraissent bien arbitraires. Les « Recherches anatomiques et taxinomiques sur les Juglandacées » de Parmentier (1911) étaient un essai du même genre, mais beaucoup moins solide encore, et beaucoup plus sommaire. Bref, il faut attendre 1939 et l'œuvre de l'Américain E. Manning pour que de sérieux progrès soient accomplis. Entreprise dès 1926, sous forme de thèse restée inédite, l'étude de Manning se trouve maintenant fort avancée et a été publiée en fragments qui traitent des inflorescences (1938), des fleurs femelles (1940), des fleurs mâles (1948). Une suite est annoncée qui portera plus spécialement sur les fruits. Par la somme des observations, par le caractère systématique de la prospection, par la rigueur méthodique, l'œuvre morphologique de Manning, poursuivie avec les données de la Biologie moderne, laisse loin derrière elle toute recherche analogue sur les Juglandacées. Il est juste d'associer à l'œuvre de Manning celle du Suédois Hjelmqvist (1948) qui, avec un tout autre dessein, non limité aux Juglandacées, a donné de cette famille une intéressante vue d'ensemble.

A ce point de notre exposé, un mot doit être dit du mémoire de Koidzumi (1937) : sa monographie, quoique bouleversant sérieusement l'ordre établi, ne peut retenir longuement l'attention. Ce sont des vues souvent arbitraires, résultant d'une étude superficielle.

Parmi les auteurs modernes ou contemporains qui, sans avoir fait de recherches originales sur l'ensemble de la famille, ont cepen-

Source : MNHN, Paris

dant eu à la présenter ou à la considérer, presque tous en font une famille d'Amentifères. Citons : VAN THIEGHEM (1891), BONNIER et LECLERC DU SABLON (1901), WETTSTEIN (1933), HAGERUP (1934), EMBERGER (1944), MANGENOT (1946), HJELMQVIST (1948).

HUTCHINSON (1926), cependant, quoique situant les Juglandales dans les Apétales, les fait dériver de la série Rutales-Meliales — Sapindales, prolongeant ainsi le courant qui semble entraîner aussi MANNING et que nous avons vu naître avec B. DE JUSSIEU en 1759.

Travaux partiels (de 1900 à nos jours).

Mais ce ne sont probablement pas les monographes de la famille qui ont le plus fait pour le progrès de nos connaissances en cette matière. La plupart des données marquantes sont dues à des travaux partiels relevant notamment de l'anatomie et de la paléontologie, parfois aussi de la simple morphologie externe.

Sans aucun souci d'être exhaustif, et avec le seul but d'évoquer l'importance de la contribution paléontologique, on peut citer parmi les plus remarquables, les travaux de MÄDLER, de KIRCHHEIMER, de BERRY, de REID et CHANDLER. Ces derniers auteurs, dans leurs recherches fondamentales sur les gisements éocènes du bassin de Londres (1933), ont décrit des fruits de Juglandacées d'un extrême intérêt. KIRCHHEIMER (1951) a fait connaître aussi une structure singulière de l'Oligocène.

Après les travaux déjà anciens de LUBBOCK (1891) sur le fruit et la graine de *Juglans*, ceux d'A. BRAUN (1872) sur le fruit, la morphologie externe nous a valu une monographie classique du genre *Juglans* par DODE (1906-9), une étude sur *Carya* et *Juglans* de HOLM (1921). Les notes de KARSTEN (1902), de C. DE CANDOLLE (1914), de DODE (1916), de SARGENT (1916), de LECOMTE (1921), de STANDLEY (1927), le découvreur du genre *Alfaroa*, celles de KUANG (1941), de CHEVALIER (1941) nous ont révélé beaucoup de faits nouveaux morphologiques, systématiques et géographiques.

Mais ce sont les recherches des anatomistes et des ontogénétistes, des embryologistes et des spécialistes de la Botanique appliquée qui doivent ici retenir surtout notre attention. C'est par eux principalement que l'approfondissement de nos connaissances va devenir sensible, et cela à partir de VAN TIEGHEM (1869) que l'on peut s'étonner de ne pas voir cité dans l'œuvre de NAGEL. C'est en effet VAN TIEGHEM qui, le premier, révèle la structure profonde de la fleur femelle de *Juglans*. Il l'intègre à sa théorie des carpelles-sporophylles sans, pense-t-il, rencontrer de difficultés. Il est bien regrettable que la note de VAN TIEGHEM, encore fondamentale, n'ait pas été accompagnée du moindre dessin.

NICOLOFF qui reprend, quelques années plus tard (1904-5), la même étude contestera vigoureusement plusieurs résultats de VAN TIEGHEM auxquels n'en ira pas moins l'adhésion totale de BENSON et

Source : MNHN, Paris

WELSFORD (1909). On assiste alors à un triomphe, quasi sans partage, des vues de VAN TIEGHEM. On ne reviendra que beaucoup plus tard à la position de NICOLOFF.

De 1924 à 1930 l'américain J. C. WOODROOF, seul ou en collaboration avec N. C. WOODROOF, entreprend l'étude approfondie du Pacanier. Leurs travaux joints à ceux de SHUHART (1927, 1932), puis à ceux de LANGDON (1934, 1939) forment une masse considérable d'information anatomique. SHUHART a eu le mérite de découvrir clairement quelques faits structuraux du plus haut intérêt. Certaines de ses interprétations ou suggestions, reprises par LANGDON, rejoignent quelque peu les idées de NICOLOFF. C'est l'époque où HAGERUP (1933) tire argument des Juglandales — lesquelles désignent, selon lui, Myricacées et Juglandacées — pour développer sa théorie du tégument-sporophylle, posant en principe que l'ovule orthotrope repose sur l'axe. A la vérité l'accord n'est pas réalisé entre botanistes, et Charlotte NAST publie en 1935 sa magistrale étude sur la fleur femelle et le fruit de *Juglans regia*, étude qui confirme dans les grandes lignes les résultats de VAN TIEGHEM. Les deux écoles continuent à s'opposer : des auteurs comme EMBERGER (1944) ou LAM (1948) reprennent à leur compte les idées de HAGERUP et s'engagent parfois fort loin sur le chemin des conséquences phylogénétiques. LAM n'hésite pas à diviser sur cette base les Angiospermes et parle de stachyosporées et de phyllosporées. D'autres auteurs comme EAMES, CHADEFAUD, HJELMQVIST (1948) et, à ce qu'il semble, MANNING, restent, sous une forme parfois modifiée, fidèles à la vieille école. Il y a les partisans de la « New Morphology » et ceux qui s'en tiennent à la conception dite « classique ». Mais les Juglandacées n'ont pas été spécialement envisagées dans les recherches « révolutionnaires » de GRÉGOIRE ou de THOMPSON, ni non plus dans celles de Miss SAUNDERS.

Comme on pourrait s'y attendre, l'Embryologie n'a été l'objet de travaux sérieux qu'en ce qui concerne les genres privilégiés, *Carya* et *Juglans*. Il faut citer là les publications de Miss LANGDON (1934), de Charlotte NAST (1935, 1941), de Mc KAY (1947). Les faits découverts ou précisés par ce dernier, en liaison avec les résultats obtenus par des auteurs comme CRANE et HARDY (1934), THOR et SMITH (1935), FINCH et VAN HORN (1936) permettent d'intéressantes déductions concernant les croissances différentielles des diverses parties de la fleur et la coordination de divers processus de développement chez le Pacanier. Mais depuis NAWACHINE (1895) et BILLINGS (1903) le phénomène si intéressant de la chalazogamie ne semble pas avoir été réétudié spécialement. Nos connaissances caryologiques restent aussi extrêmement succinctes et nous ne disposons à ce sujet que de quelques travaux de WOODWORTH.

L'anatomie du bois, comme toujours, marque une avance considérable par rapport aux autres champs de recherches. Elle est bien connue, pour l'ensemble de la famille, grâce aux travaux de HOULBERT (1893), KRIBS (1927), TIPPO (1938), HEIMCH et WETMORE (1939).

Source : MNHN, Paris

Conclusions.

On peut, de ce rapide examen historique, tirer quelques conclusions. Les études anatomiques, on le voit, ont été centrées, pour la plupart, sur les seuls genres *Juglans* et *Carya* et n'ont qu'accessoirement concerné le genre *Pterocarya*, considéré comme structuralement identique à *Juglans*. Aucune recherche similaire n'a porté sur les autres genres. Or, seuls les genres américains, dont l'un (*Oreomunnea*) est connu depuis 1856, eussent pu livrer certains secrets nécessaires à l'élaboration d'une conception de la genèse des Juglandacées.

Une question se pose, et les résultats de notre travail présent démontreront combien elle est justifiée, à savoir : A-t-on le droit à partir d'une étude d'un genre, même dans une famille semblant homogène, d'extrapoler aux autres genres de la famille et de décréter que le type structural de cette famille est tel ou tel ? Cette erreur a été commise par tous les auteurs depuis VAN TIEGHEM. Non seulement on n'obtient ainsi qu'un résultat partiel, mais qui plus est, faux. Un type morphologique ne s'éclaire et ne se comprend qu'en faisant appel aux types voisins (morphologie comparative), aux types éteints (paléontologie) et aux divers états du développement (ontogénétique et ontogénétique comparative).

On est quelque peu inquiet à considérer, reposant sur des bases aussi fragiles, certains beaux édifices de phylogénétique et de classification. Songeons à HAGERUP et à LAM, par exemple, qui parlent de Juglandales quand une seule espèce d'un seul genre a été étudiée, et seulement partiellement. Il y a là une induction non fondée. Cela est d'autant plus surprenant que l'on a demandé à la famille en cause de jouer un rôle majeur dans la discussion de problèmes fondamentaux d'intérêt général, tels que celui de l'origine des Angiospermes, ou celui de la nature de la fleur. La même remarque a été faite récemment à propos de plantes aussi primitives que les apocarpiques, et OZENDA, parlant de ces plantes, a pu dire (1949) : « Sur l'anatomie interne de la fleur, la bibliographie est extrêmement réduite » et trouver « paradoxal que l'étude de la fleur des Magnoliales ait toujours été limitée à des considérations de morphologie externe, alors que l'on a examiné en détail la structure interne de la fleur dans d'autres groupes qui par leur position plus évoluée étaient moins susceptibles d'éclaircir le débat ». C'est ce que nous disons des Juglandales, qui elles aussi ont été considérées comme primitives. Cela vaut aussi pour les Fagales et autres familles d'Amentifères. Il y avait là une grave lacune de nos connaissances que nous nous sommes efforcé de réduire. Il faudra d'ailleurs reprendre aussi l'étude des organes végétatifs, examinés déjà par SOLEREDER (1899), PARMENTIER (1911), NAGEL (1914), HENROTIN (1933-39), FOSTER (1931-32) et entreprendre celle des plantules.

Une autre remarque se dégage encore de cet exposé, c'est que le plus souvent les auteurs ont travaillé dans une direction et avec une

Source : MNHN, Paris

méthode, en ignorant ce qui avait été fait à côté par d'autres moyens. Les systématiciens ont méconnu les anatomistes, ceux-ci les paléontologistes. NAGEL a oublié VAN TIEGHEM, MANNING ne connaît pas SHUHART. Bref, la coordination des connaissances n'a pas été faite de façon satisfaisante (1).

C'est aussi contre ce défaut qu'it nous a paru utile de réagir. Pour cela nous avons porté notre effort à faire le point de ce qui était acquis, et nous avons essayé de cerner la vérité par divers moyens d'approche. La recherche de la classification naturelle exige d'en appeler à tous les caractères et à toutes les disciplines botaniques : nous sommes loin maintenant de l'époque où un BAILLON, faisant état du fait de *Gamocarpellie à placentation centrale*, plaçait l'un à côté de l'autre des familles comme les Juglandacées et les Loranthacées.

Il ressort aussi de cette brève revue que les hésitations et divergences touchant le problème de la classification de la famille n'ont, depuis plus d'un siècle, rien perdu de leur ampleur. Il est à cet égard, symbolique de voir l'opposition des tendances se maintenir chez des auteurs modernes comme WETTSTEIN et HUTCHINSON, ou plus récemment encore (1948) chez deux spécialistes des plantes en cause, HJELMQVIST et MANNING. Le jour où des arguments décisifs pourront être mis en avant pour situer les *Juglandaceae* par rapport aux Amentifères et aux Sapindales et ordres voisins, un pas fondamental sera franchi dans la recherche phylogénétique et qui ne sera pas sans illuminer la grande question de la genèse des Apétales.

Dernière remarque que suggère cet historique : la fleur des Juglandacées, malgré son caractère de type structural singulier, ne reçoit aucune considération dans les travaux modernes où les fondements mêmes de nos connaissances en morphologie florale sont remis en cause. Nous avons procédé à cette confrontation nécessaire entre les faits réinventoriés relevant des Juglandacées et les théories récentes.

---

(1) Le travail anatomique de Charlotte NAST (1934) sur *Juglans regia* n'est pas cité dans le mémoire de Miss LANGDON (1939) sur *Juglans mandshurica*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

§ 1. — Matériel.

Matériel sec d'herbier et plantes vivantes, cultivées pour la plupart au Jardin des Plantes de Paris, ont été utilisés au cours de nos recherches. Pour la Morphologie externe et l'Anatomie vasculaire nous avons eu recours le plus souvent à l'Herbier général du Muséum National d'Histoire Naturelle (Herb. Mus. Paris). Nous avons eu, d'autre part, le privilège de pouvoir disposer, au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, d'une collection carpologique particulièrement riche en spécimens de Juglandacées, collection-type, pour une large part, de la monographie des *Juglans* de Dode (Coll. carp. Mus. Paris).

Mais, si abondante soit-elle, la collection du Muséum présente nombre d'importantes lacunes, et nous avons dû, pour les combler, faire appel à des Etablissements ou Instituts étrangers. Pour ce qui est de la Paléocarpologie des Juglandacées c'est, en totalité, de l'Etranger ou de Province, que nous a été communiqué le matériel.

Nous donnons ci-dessous la liste des plantes que nous avons étudiées et nous indiquons pour les plantes rares ou sujettes à contestations systématiques leur origine précise. Cela est d'autant plus nécessaire que nous ne prétendons pas, ici, nous attacher à un contrôle systématique de tous les instants. C'est avant tout aux genres que nous avons affaire, non aux espèces, du moins en tant que telles.

Plantes de la flore actuelle.

Juglans regia L. — Jardin des Plantes, Paris.
J. nigra L. — Jardin des Plantes, Paris.
J. cinerea L. — Coll. carp. Mus. Paris.
J. sinensis Dode. — Coll. carp. Mus. Paris.
J. ailantifolia Carr. — Coll. carp. Mus. Paris.
J. mandshurica Maxim. — Coll. carp. Mus. Paris.
Carya illinoensis (Wang.) K. Koch, Jardin des Plantes, Coll. carp Mus. et Herb. Paris.
C. aquatica (Michx. f.) Loud., Coll. carp. Mus. Paris.
C. cordiformis (Wang.) K. Koch, Coll. carp. Mus. Paris.

Source : MNHN, Paris

C. Palmeri Manning, Herb. Mus. Paris : C.G. Pringle 10.167, description d'après Manning (1949).

C. laciniosa (Michx. f.) Loud., Coll. carp. Mus. Paris.

C. tonkinensis Lecomte, Herb. Mus. et Coll. carp. Mus. Paris : Lemarié.

C. cathayensis Sargent, Coll. carp. Mus. Paris.

C. Poilanei (A. Chev.) J. F. Ler., Coll. carp. Mus. et Herb. Mus. Paris : Poilane 26.964 (1937).

Annamocarya sinensis (Dode) J. F. Ler., Coll. carp. Mus. et Herb. Mus. Paris : Dode (1912), Poilane 17.283, (1930), 18.751, 18.912 (1931), 27.099 (1938). — Arn. Arb. : Pételot 6376 (1938), Feng 13.309 ; Kew : Tsiang 6369.

Pterocarya fraxinifolia (Lam.) Spach. — Jardin des Plantes Paris.

P. stenoptera D C. — Jardin des Plantes, Paris.

P. Paliurus Batalin, — Herb. Mus. Paris : Henry 6598.

P. rhoifolia Sieb. et Zucc. — Herb. Mus. Paris.

P. Delavayi Franchet. — Herb. Mus. Paris.

Alfaroa costaricensis Standl. — Herb. Washington : Standley 33.820, 4684.

Oreomunnea pterocarpa Oerst. — Herb. DC. Genève : Herb. Washington Herb. Mus. Paris : Tonduz 18.000.

Engelhardtia chrysolepis Hance (= *E. Wallichiana* Lindl.), Herb. Mus. Paris : Poilane 7256.

E. spicata Bl. — Herb. Mus. Paris : Thorel (Indochine).

E. serrata Bl. — Herb. Mus. Paris : Thorel, Pierre (Indochine).

Platycarya strobilacea Sieb. et Zucc., Herb. Mus. Paris : Poilane (Indochine).

Matériaux fossiles étudiés d'après nature.

1. — Juglans :

J. Gaudini O. Heer, Aquitanien, Lausanne (Montmeillan). Mus. Geol. Lausanne : Lugeon 7540 (amande).

J. tephrodes Ung., Pliocène, Lignite, Bergamasco (Italie), Mus. Géol. Lausanne 22.226 (coque).

J. tephrodes Ung., Lab. Géol. Univ. Strasbourg Coll. Cours, Pliocène lacustre : San Giovanni (Val d'Arno).

J. nux-taurinensis Br. — Pliocène Piémont. Mus. Genève : coll. De Luc.

J. nux-taurinensis Br. — Pliocène Val d'Arno, Coll. Gaudin, Mus. Géol. Lausanne 8310.

J. tephrodes Ung., Pliocène Hagenau, Lab. Géol. Univ. Strasbourg.

2. — Carya :

Juglans ventricosa Bgt. Miocène Salzhausen Wetterau, Lab. Géol. Univ. Strasbourg (coque).

J. laevigata Bgt., Miocène Salzhausen, Hessen, Lab. Géol. Univ. Strasbourg (coque).

Source : MNHN, Paris

J. laevigata Bgt., Miocène Salzhausen, Wetterau, Lab. Géol. Univ. Strasbourg.

Carya sp. — Colt. E. Boureau, Mus. Paris.

C. ventricosa (Br.) Ung. Miocène Salzhausen, Mus. Genève, 886.

Juglans sp. Mus. Genève (2 coques + 3 demi-coques).

Juglandites ventricosus Sternbg., Miocène. Salzhausen, Weteravie, Mus. Géol. Lausanne 22.227.

Antweileria caryoides Kirchh. Oligocène de Rhénanie (graben d'Antweiler).

Juglans ventricosa Bgt. Oligocène de Rhénanie (graben d'Antweiler).

Juglandicarya lubbocki Reid et Chandler. Eocène de la *London Clay Flora*. Brit. Mus. (amande).

Juglandicarya cantia Reid. et Chandler. Eocène *London Clay Flora*, Brit. Mus.

3. — PETROPHILOIDES :

Petrophiloides Richardsonii Bowerbank. Eocène *London Clay Flora* Brit. Mus.

§ II. — Techniques.

Les techniques classiques en Anatomie et Ontogénétique végétales ont été utilisées, notamment les coupes sériées, au microtome, des objets inclus dans la paraffine. Les échantillons d'herbier ont été ramollis par la technique de TILLSON et BAMFORD (1938) : on fait bouillir l'objet à étudier une ou plusieurs heures, puis on le plonge pendant un jour ou deux dans une solution d'ammoniaque à 10 %, à l'etuve à 40°, on élimine ensuite l'ammoniaque par un lavage à l'eau courante prolongé. Le plus souvent le traitement par l'eau bouillante pendant plusieurs heures a seul été employé, parfois aussi par bain prolongé dans un mélange eau-alcool-glycérine. Les échantillons frais ont été fixés au Bouin, Bouin-Hollande ou Nawachine. Les déshydratations ont été faites par l'alcool butylique qui a l'avantage d'être un solvant de la paraffine et du baume. Nous avons aussi combiné pour le déparaffinage alcool butylique et alcool éthylique : on commence par celui-ci, puis on passe à l'acool butylique. Pour les colorations nous avons utilisé la safranine anilinée en solution aqueuse, le vert lumière, le carmin aluné ; dans certains cas l'hématoxyline de Delafield.

§ III. — Terminologie.

L'auteur croit devoir faire remarquer qu'il utilise dans son texte un certain nombre de termes qui, quoique presque constamment employés par les spécialistes des Juglandacées, famille singulière, ne sont pas tellement d'un usage courant, et peuvent prêter à de regrettables confusions. Le problème s'est posé à lui de savoir s'il devait

Source : MNHN, Paris

rompre avec une certaine tradition qu'illustrent des noms comme C. DE CANDOLLE, BAILLON, DODE, C. NAST... au risque, pour le profit de la logique et le triomphe de l'étymologie, de dérouter les familiers, ou s'il n'était pas mieux de s'en tenir aux termes consacrés, si ambigus qu'ils puissent être *in abstracto*.

Cette dernière attitude ayant été adoptée, la logique (1) impose à l'auteur de rappeler les définitions qui conviennent. Initialement seuls les termes de *suture* et de *sutural* étaient visés. Mais engagé dans la voie de la clarté nous rappelons ici quelques autres définitions.

— SUTURE : « nom donné aux bords et à la ligne médiane des carpelles. Aux premiers répond la suture dite ventrale ; à la dernière, la suture nommée dorsale » (BAILLON, Dict. Bot. 1892).

Quand nous parlerons de suture ou de ligne de suture chez les Juglandacées nous désignerons toujours la suture dorsale. Comme il y a 2 carpelles, il y a 2 sutures dorsales. Le plan passant par ces sutures dorsales sera désigné par le terme de *plan sutural*. En fait il s'agit du plan de débiscence suivant lequel se séparent les 2 valves apparentes de la coque.

— COMMISSURE : « face ou ligne d'union de 2 carpelles, par exemple dans les Ombellifères les bandelettes qui occupent cette face sont dites *commissurales* » (BAILLON, Dict. Bot. 1886). Chez les Juglandacées le *plan commissural* désigne le plan de la cloison primaire : il passe par l'axe de la fleur et est orthogonal au plan sutural.

— PLAN INTERCARPELLAIRE = PLAN COMMISSURAL.

— PLAN DES CARPELLES = PLAN SUTURAL.

— PLAN ANTÉRO-POSTÉRIEUR (= MÉDIAN) : plan qui, passant par l'axe de l'inflorescence, divise la bractée en deux. Le côté *postérieur* ou *adaxial* de la fleur étant le plus proche de l'axe ; le côté *antérieur* ou *abaxial*, le plus éloigné de l'axe.

— PLAN TRANSVERSE (= LATÉRAL) : plan passant par l'axe de la fleur et perpendiculaire au précédent, les côtés latéraux de la fleur se trouvent dans ce plan.

— STIGMATES VALVAIRES (= CARINAL STIGMAS) : stigmates disposés dans le plan des carpelles, ici plan de déhiscence ou sutural. Une erreur à éviter chez les Juglandacées : confondre valves et carpelles. Le plan sutural est intervalvaire, le plan commissural intercarpellaire. La valve représente deux demi-carpelles, le carpelle deux demi-valves. Dans l'expression stigmates valvaires, le mot valvaire est pris dans le sens de carpellaire.

— STIGMATES COMMISSURAUX (= COMMISSURAL STIGMAS) : stigmates disposés dans le plan intercarpellaire ou plan de la cloison primaire.

— LACUNES : terme employé ici dans deux acceptions différentes. Dans le sens général il désigne la place vide qu'occupait ou que doit

---

(1) Logique suggérée par M. le Professeur PLANTEFOL que l'auteur remercie, ici spécialement, de son intervention.

Source : MNHN, Paris

occuper un faisceau vibro-vasculaire foliaire dans la tige. On parle de la trace unilacunaire, ou tri-, ou plurilacunaire d'une bractée.

Dans un sens restreint à la famille des Juglandacées, le terme de lacune a été employé pour désigner certaines cavités des parois de la noix. Nous avons été amené à parler paradoxalement de *lacunes* pleines (cf. à ce sujet p. 28).

§ IV. — Orientation des figures.

Quelques mots sont nécessaires pour rendre compte d'une méthode de présentation des figures apparemment dépourvue d'unité ; apparemment étrangère à la tradition classique suivie depuis EICHLER.

Le diagramme d'EICHLER vise essentiellement à exprimer l'orientation des diverses pièces florales entre elles et *avec le rachis de l'inflorescence*. Ce n'est pas ici, le plus souvent, notre dessein. S'en tenir étroitement à la convention nous eût le plus souvent empêché de mettre en lumière les comparaisons nécessaires. Aussi bien, n'avons nous fait, en ce domaine, aucune innovation puisque des auteurs comme DODE, WOODROOF, NAST, MÄDLER, KIRCHHEIMER n'hésitent pas à présenter des fruits ou des coupes selon des plans quelconques. Là où l'orientation en cause — nous voulons dire par rapport au rachis et à la bractée — devenait le caractère essentiel, nous avons suivi la règle classique. C'est le cas pour les figures 76 et 90.

Pour les autres figures nous avons agi assez librement, tantôt facilitant la comparaison, tantôt tenant compte de l'encombrement. Mais nous avons toujours consigné dans le texte ou dans la légende les précisions nécessaires. Voici quelques exemples :

Les *Carya* et les *Juglans* ont des cloisons respectivement antéro-postérieures et transverses. Ce n'est pas sur ce point que nous avons voulu mettre l'accent ; nous avons eu en vue principalement l'étude comparative de la vascularisation et des cloisons : c'est en pomologiste et en paléontologiste que nous avons étudié les noix : il fallait orienter toutes les cloisons soit verticalement, soit horizontalement, prenant dans l'un et l'autre cas une décision également arbitraire.

C'est une question d'encombrement qui est intervenue quand nous avons composé les planches sur *Alfaroa*, et qui nous a amené à incliner les figures.

Dans la figure 79 concernant un *Carya* la cloison est verticale, alors que dans la figure 81 les fruits de *Carya* sont à cloison horizontale. Explication : dans le premier cas il s'agit d'établir la correspondance avec la section longitudinale ; dans le second cas la figure étant une reproduction d'après KIRCHHEIMER, tout changement était interdit.

Au demeurant l'orientation des carpelles est assez variable, surtout dans certains genres comme *Pterocarya* où ils peuvent être antéro-postérieurs, transverses ou obliques.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III.

MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR ET CARPOLOGIE.

I. — *JUGLANDOIDEAE* J. F. Ler. (1).

§ I. — Genre Juglans L.

A. — Morphologie statique.

Appareil reproducteur.

Les inflorescences des noyers sont bien connues : ce sont des *chatons solitaires,* avec ou sans bractées. Les chatons femelles son *terminaux* et souvent *érigés,* mais aussi, parfois, quelque peu pendants ; garnis de 1-20 (suivant les espèces) fleurs vertes ; produits par les *pousses*

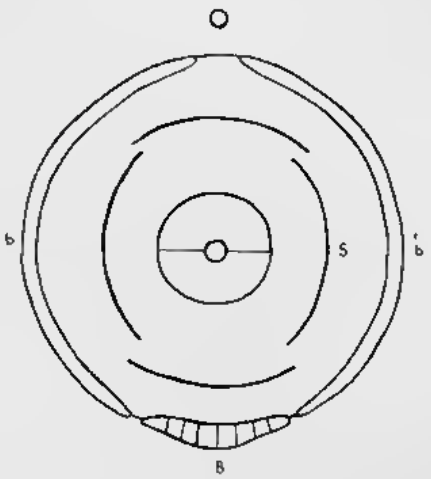


Diagramme de la fleur ♀ de *Juglans* (d'après Manning).

(1) Fruits *non ailés,* à coque généralement de *grande taille,* entourée d'un *brou,* à bractée *épigyne,* à cloisons simples ; cloisons des éléments de vaisseaux à perforation unique.

(2) B = bractée, b = bractéole, S = sépale.

Source . MNHN, Paris

nouvelles. Les chatons mâles, sessiles et pourvus de *fleurs abondantes*, sont axillaires à l'aisselle de *cicatrices foliaires* sur les *pousses d'un an.*

La nature des diverses parties de la fleur a donné lieu à des discussions sans fin. Les fleurs femelles, inférovariées, portent au sommet deux cycles de lobes, l'un externe composé d'un nombre variable de parties et qui représente l'enveloppe involucrale (bractée et bractéoles), l'autre interne constitué de 4 lobes qui sont les sépales. Au sommet le style se bifurque en deux bras stigmatiques médians allongés et fortement développés, couverts en leur intérieur de papilles. On note aussi (MANNING, 1940) l'existence occasionnelle d'un cycle surnuméraire de petits lobes, intermédiaires entre involucre et calice, chez *J. nigra* L. Théoriquement les deux cycles constants devraient correspondre à la formule : 1B + 2b (ou plus) + 4S (2). Par leur soubassement toutes les enveloppes florales ont fusionné entre elles et avec l'ovaire (pl. II, 3).

Les fleurs mâles, malgré leur apparente simplicité, permettent, au moins autant que les fleurs femelles, de multiples hypothèses interprétatives. Elles sont d'ailleurs moins homogènes. Ce sont des sortes de spatules avec, sur les bords, un nombre variable de lobes qui oscille autour de 7, mais la contraction des cycles amène ceux-ci presque au même niveau. Le nombre des étamines — à anthère sessile ordinairement glabre — très variable chez *J. regia* (10-40) l'est aussi dans les autres espéces et peut atteindre 70-75, dépasser 100 même, d'après Manning. Dans la famille c'est seulement chez *Juglans* qu'une telle quantité se manifeste. Il n'y a, en général, aucune ébauche de pistil.

Le fruit adulte.

A maturité, la noix se compose d'une *coque* scléreuse, renfermant la graine, et d'une enveloppe charnue, verte, appelée brou ou parfois cupule. Nous conviendrons, dès maintenant, quitte à prendre quelque liberté avec la vérité ou à revenir ultérieurement sur ce point, que c'est l'ovaire de la fleur qui se transforme en coque, et nous appellerons la partie verte externe, *enveloppe* ou *brou.*

Dégagée du brou, et réduite donc à la coque, la noix, chez *J. regia* L. par exemple, est formée de deux *valves* bien apparentes, superficiellement sculptées par les empreintes d'un réseau vasculaire, et jointes suivant un plan dit *sutural* (fig. 1), lequel se marque par un bourrelet très saillant dans sa moitié supérieure ; relief qu'accusent encore, de part et d'autre, des *sillons* latéraux. La *ligne de suture* divise le bourrelet, longitudinalement, en deux parties. La coque porte à son sommet une échancrure dont les deux pointes correspondent aux deux stigmates, situés dans le plan sutural *antéro-postérieur* (= *médian*). Chaque stigmate est irrigué par un cordon vasculaire, *plus ou moins*

Source : MNHN, Paris

double à la base, et dont les branches s'unissent (1) vers le sommet ; cordon qui suit sensiblement la ligne de suture, en restant *extérieur et contigu à la coque* (2).

Intérieurement la coque comporte une grande cloison que nous appellerons *cloison primaire, transverse* (= *latérale* et donc perpendiculaire au plan sutural) et percée dans sa moitié supérieure d'une fenêtre plus ou moins ovale où, basalement, s'insère l'ovule qui est érigé. A ce niveau donc, la cavité n'est que partiellement biloculaire, et pratiquement on peut la dire uniloculaire. Dans sa moitié inférieure elle est quadriloculaire du fait de l'existence d'une deuxième cloison coïncidant avec le plan sutural et ne dépassant pas en hauteur le niveau d'insertion ovulaire. C'est la *cloison secondaire* (3).

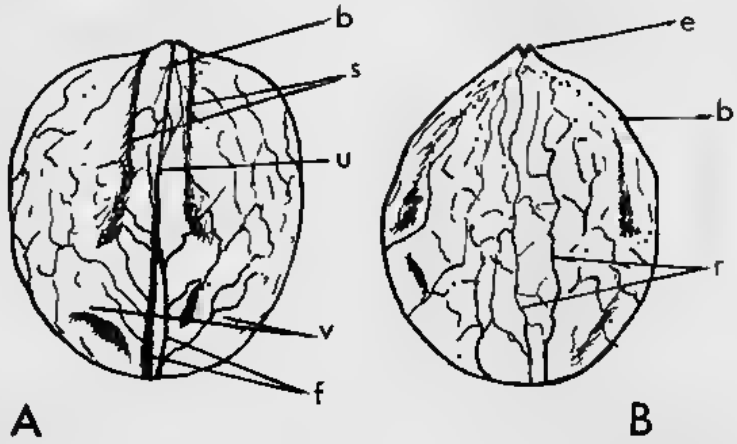


fig. 1

FIG. 1. — *Juglans regia*. Fruit adulte (coque) vu extérieurement A, le plan du papier et le plan de la cloison primaire sont parallèles. — B, le plan du papier et le plan sutural sont parallèles. — b, bourrelet sutural ; s, sillons du bourrelet ; u, ligne de suture ; v, valves ; f, faisceaux suturaux ; e, échancrure apicale ; r, traces du réseau vasculaire imprimé en creux sur la coque.

A l'extrême sommet de la cavité ovarienne les bords de la fenêtre du septum primaire sont reliés aux sutures par des ailes apicales membranaires, plus ou moins lacuneuses, enveloppant à maturité la pointe hypocotylaire ou région de la saillie radiculaire de la graine (fig. 2). NAST et d'autres auteurs considèrent que ces ailes représentent la

(1) Ici, comme dans toutes les descriptions qui suivront et sauf indication spéciale, les termes sont employés dans un sens descriptif et l'on pourrait dire indistinctement s'unissent ou se divisent ; ailleurs on emploiera indifféremment monter ou descendre...

(2) Le fait que ce cordon, comme le réseau vasculaire dont il fait partie, est extérieur à la coque peut signifier que celle-ci n'est pas tout l'ovaire. On verra que chez *Carya* le cordon sutural est à l'intérieur de la coque (observation déjà faite par SHUHART).

(3) Les auteurs distinguent souvent quatre cloisons du fait que pour eux, chaque cloison va de la paroi ovarienne à l'axe central.

Source : MNHN, Paris

partie supérieure du septum secondaire, séparée en deux parties suivant la suture. Les parois ovariennes sont tapissées intérieurement d'un tissu qui, à l'état sec, présente des rides. On décèle dans ce tissu quatre proéminences, peu prononcées chez *Juglans regia*, esquissant des *côtes* que nous verrons parfaitement constituées chez d'autres espèces, et plus ou moins parallèles ou obliques par rapport aux sutures. Elles semblent prolonger les ailes membranaires, et, comme celles-ci, paraissent creusées de lacunes peu distinctes.

fig. 2

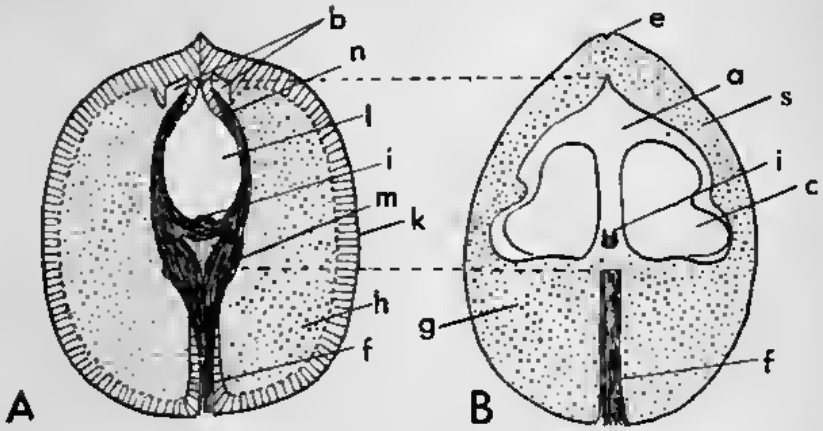


FIG. 2. — Sections schématiques d'un fruit adulte de *Juglans regia*. A, suivant le plan de la cloison primaire ; B, suivant le plan de la cloison secondaire ; a, aile apicale membranaire ou osseuse ; b, lacunes des ailes apicales ; c, loge ; e, échancrure apicale ; f, colonne de faisceaux placentaires ; g, cloison secondaire, h, cloison primaire ; i, insertion ovulaire ; k, coque ; l, fenêtre septale ; m, faisceaux placentaires au niveau des irradiations septales ; n, faisceaux placentaires au niveau des ailes apicales. En A l'aire en pointillé figure la cloison primaire ; en B, la cloison secondaire (g) et la surface suturale (s).

Des faisceaux vasculaires, sur lesquels nous reviendrons, montent dans la partie axiale des cloisons et aboutissent à l'ovule. Dans l'espèce en cause les cloisons se sclérifient peu, sauf vers la base où elles forment souvent une ébauche de manchon, de même nature que la coque, autour des faisceaux centraux (fig. 2). Dans certaines variétés il y a cependant sclérification des cloisons et du tissu tapissant l'intérieur de la noix, avec formation de lacunes petites mais nettes.

On constate, d'autre part, une coïncidence étroite entre la forme interne des parois et la forme externe de la graine, coïncidence telle que le problème s'est posé de savoir s'il fallait, pour expliquer cela, évoquer un effet d'adaptation mécanique, ou bien rechercher une unité causale. Le plan des cotylédons, comme l'a bien vu DE CANDOLLE (1862), puis VAN TIEGHEM, coïncide avec le plan de la cloison primaire et, de ce fait, chaque cotylédon se trouve divisé en deux lobes par la cloison primaire, et coïncide avec une valve. Il y a donc dans la noix une graine 4-lobée. De plus, chaque lobe se creuse longitudinalement d'un

Source : MNHN, Paris

sillon correspondant quelque peu à la côte de la paroi. Dans sa partie supérieure la graine comporte encore quatre lobes cotylédonaires, mais aussi un corps central aplati suivant le plan sutural, c'est la saillie radiculaire qui se loge dans la cavité formée par les *ailes apicales*.

Dans certaines espèces ou variétés on est frappé des modifications qui peuvent intervenir dans la structure-type de la noix. Il arrive que la taille, par exemple, se réduise à celle d'une noisette, ou que, d'autres fois, la proportion des tissus constituant la coque soit inversée : les lacunes se trouvant alors séparées de l'extérieur par une mince membrane, de l'intérieur par une épaisse paroi plus ou moins osseuse.

Chez *J. sinensis* Dode (fig. 4), de la même section *Dioscaryon* Dode que *J. regia*, plusieurs caractères nouveaux méritent particulièrement d'être retenus (1). C'est une espèce très voisine de notre Noyer, quoique assez distincte apparemment. Elle donne un grand fruit à bourrelets suturaux développés en *ailes* géantes, à sculptures de la coque profondément burinées. Mais sculptures et réseau vasculaire, quoique du type *regia*, montrent une tendance vers la section *Cardiocaryon* Dode, un certain ordre étant ébauché : on y décèle des côtes, un peu imprécises d'ailleurs, qui portent des faisceaux vasculaires en nombre limité. La couleur blanchâtre et le goût de la graine sont ceux de *J. regia*. Mais, par les caractères de sa cloison primaire comme par l'absence de cloison secondaire, la noix se rapproche plus de *J. cinerea*. Une coupe vers la partie médiane montre l'existence de grandes lacunes (2) pariétales qui, à certains endroits, se rejoignent, arrivant presque à dédoubler la paroi. Et Dode a pu parler justement de deux coques emboîtées l'une dans l'autre. Les lacunes septales sont du type *cinerea*, mais il y a des lacunes septo-pariétales que l'on peut appeler encore *commissurales*. Toutes les lacunes communiquent entre elles, et seuls quelques points de contact attachent l'une à l'autre les deux coques. Il arrive d'ailleurs que chez *J. regia* les parois intérieures, généralement constituées de tissu peu osseux, deviennent dures et rugueuses, donnant une évocation de ce qui se développe amplement chez *J. sinensis*. La noix de cette dernière espèce représente pour nous une forme de liaison entre les sections *Dioscaryon* et *Cardiocaryon*.

Chez *J. cinerea* L. (sect. *Cardiocaryon*) (fig. 5) les sculptures externes de la coque sont extrêmement profondes, et forment une surface d'arêtes et de pointes très fines, plus ou moins reliées entre elles. Huit côtes externes, très saillantes, portant des faisceaux vasculaires, introduisent un élément d'ordre particulier. Deux de ces côtes représentent le bourrelet sutural, deux autres marquent le plan de la cloison primaire, quatre sont intermédiaires. Pas la moindre ébauche de cloison secondaire, mais une cloison primaire osseuse, très solidement constituée, avec *deux lacunes septales* à parenchyme diaphragmé intérieur.

(1) Les coques ont été étudiées à l'état sec : fait qui a son importance dans l'étude des cloisons et des parties molles.

(2) Pour la nomenclature des lacunes, on se reportera au schéma théorique (fig. 3).

Source : MNHN, Paris

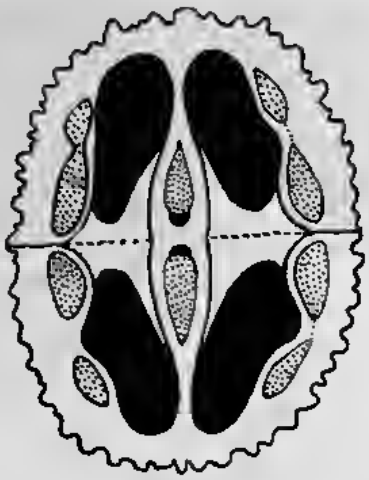


fig. 7

fig. 5

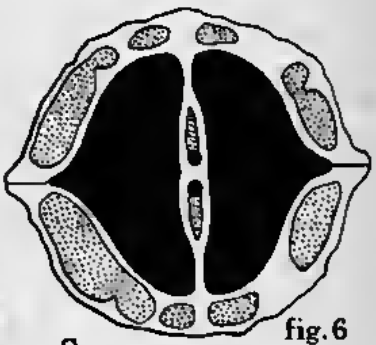


fig. 6

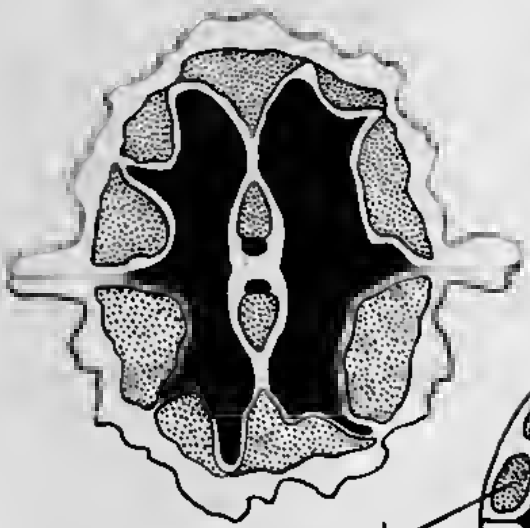


fig. 4

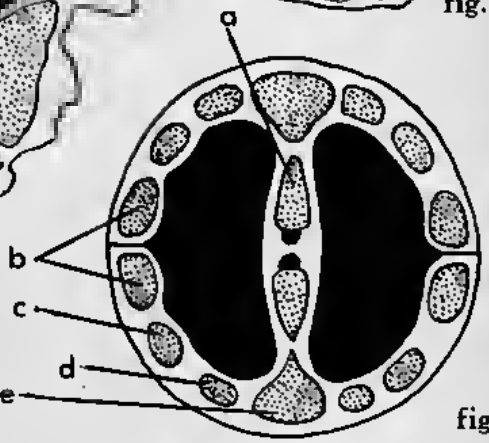


fig. 3

FIG. 3 à 7. — Sections transversales schématiques de coques de noix chez *Juglans*. 3, diagramme théorique montrant le nombre et la disposition possibles des lacunes, et la nomenclature conventionnelle adoptée dans ce travail : a, *lacune septale* avec son cordon vasculaire tangentiel figuré en noir ; b, *lacunes suturales* situées de part et d'autre de la surface d'adhérence suturale ; c, *lacune intermédiaire* ; d, *lacune subcommissurale* ; e, *lacune septo-pariétale* ou *commissurale* ; 4, *J. sinensis* Dode (sect. *Dioscaryon* Dode) : le bourrelet est développé en grandes ailes suturales, élargissant corrélativement la surface d'adhérence snturale. Tout le pourtour intérieur de la coque est tapissé de grandes lacunes reliées entre elles. L'existence de ces lacunes est d'autant plus importante que certaines espèces de la *même* section (*J. regia* L.) en sont apparem-

Source . MNHN, Paris

Quatre côtes suturales internes atténuées, percées, chacune, d'une lacune. Au total six lacunes : deux septales, quatre pariétales. Intérieur de la loge lisse. Grandes lacunes apicales formant la jonction des lacunes pariétales et septales, mais (dans les exemplaires examinés) aucune relation basale. Les deux cordons vasculaires septaux montent tangentiellement aux lacunes septales et s'épanouissent quelque peu dans la lacune apicale. Pas d'ailes apicales comme chez *regia* ou *nigra* : ici les quatre lobes apicaux de la graine n'existent pas, celle-ci ne présente qu'une masse apicale entière, réduite à la saillie radiculaire. Au-dessus de l'insertion ovulaire la loge est parfaitement uniloculaire ; biloculaire au-dessous.

Chez *J. ailantifolia* Carr. (fig. 6) de la même section, la surface externe de la coque est assez intermédiaire entre *regia* et *cinerea*. Il y a deux lacunes septales, quatre grandes lacunes pariétales et quatre petites lacunes subcommissurales. Les autres caractéristiques internes sont du même type que les précédentes.

Avec *J. nigra* L., de la section *Rhysocaryon* Dode, la noix nous apparaît encore sous un jour nouveau (fig. 7). Coque extrêmement rugueuse. Pas de côtes externes, pas de bourrelet sutural : un réseau vasculaire profondément enfoncé dans les anfractuosités. Cloisons osseuses et coque très dures. Deux lacunes septales, quatre lacunes suturales, quatre lacunes intermédiaires. Chaque lacune sutural est à l'intérieur d'une côte ; ce sont les quatre côtes qui forment, et les ailes apicales, ici osseuses, volumineuses, et la cloison secondaire. En d'autres termes, toutes les lacunes apicale, suturales, septales communiquent entre elles, au sommet et à la base. Il y a tout un circuit lacunaire continu, une vaste caverne à l'intérieur même de la coque et des cloisons. Même les lacunes intermédiaires communiquent quelque peu avec les lacunes suturales. Les lacunes sont remplies d'un parenchyme diaphragmé.

Anatomie vasculaire de la fleur femelle et du fruit.

Le squelette vasculaire fondamental de la fleur femelle chez *Juglans regia* peut être ainsi décrit :

---

ment dépourvues. 5, *J. cinerea* L. (sect. *Cardiocaryon* Dode) ailes suturales bien développées ; présence de lacunes suturales. 6, *J. ailantifolia* Carr. (sec. *Cardiocaryon*) : les lacunes suturales et intermédiaires n'en forment guère qu'une seule, les lacunes subcommissurales paraissent généralement assez isolées. Il y a un circuit lacunaire continu entre les lacunes septales et suturales, avec jonction basale et jonction au niveau de la lacune apicale. 7, *J. nigra* L. (sect. *Rhysocaryon* Dode) : ailes suturales nulles ; lacunes suturales et intermédiaires et lacunes septales communiquant entre elles, au sommet et à la base. La section a été faite immédiatement au-dessus de la cloison secondaire, et on voit que la loge est basalement divisée en quatre. La ligne pointillée marque le plan sutural au niveau de la cloison secondaire. Celle-ci est percée de lacunes horizontales qui établissent la jonction des lacunes septales et suturales, vers le bas. Vers le haut une jonction de même type se fait au niveau de la lacune apicale. Dans toutes ces figures : loges en noir, parties osseuses des cloisons et de la paroi en blanc, lacunes avec parenchyme diaphragmé en pointillé, faisceaux subaxiaux en noir.

Source : MNHN, Paris

A la base, une stèle plus ou moins continue qui ne tarde pas à se dédoubler tangentiellement un peu plus haut : on voit, dès lors, deux cercles de faisceaux, les faisceaux externes se terminant, au sommet de la fleur, dans les lobes involucraux ; les internes, aboutissant pour majeure partie, aux lobes sépalaires et aux deux styles. Ces deux manchons vasculaires, extérieurs aux tissus qui constitueront la coque, et donc faisant partie du brou, communiquent entre eux par de nombreuses connexions souvent plus ou moins inversées. Au cours de la croissance c'est le réseau vasculaire interne qui marque son empreinte sur la coque. Ce réseau compte deux puissants groupes de faisceaux privilégiés qui, suivant depuis la base des lignes de suture, se rendent aux styles. Ce sont les deux faisceaux *dorsaux* de VAN TIEGHEM. Etroitement adhérents à la coque, quoique franchement extérieurs, ils restent fréquemment fixés à celle-ci quand on enlève le brou. Ce sont des faisceaux complexes qui se ramifient de part et d'autre et dont les branches latérales anastomosées font partie du réseau périphérique interne.

Vers la base de la fleur, mais un peu plus haut cependant que le niveau d'émergence des faisceaux involucraux, on voit, dans le plan sutural, de grosses branches vasculaires, *faisceaux ventraux* de NAST, se détacher des dorsaux, rebrousser chemin vers le bas, puis se diriger vers le centre de la fleur pour constituer un système vasculaire central, le système placentaire (fig. 13). Presque au même niveau, un peu plus bas, de nouvelles connexions s'observent entre le système central et les faisceaux du réseau interne du brou, mais *dans le plan de la cloison primaire*, ce sont les *faisceaux accessoires* de NAST (fig. 12-13 et Pl. VII, 22). Il y a encore d'autres connexions entre système central et réseau interne du brou, mais en dehors des plans précédents, septal et sutural. En quelque sorte la colonne vasculaire centrale se rattache basalement, immédiatement en dessous des tissus qui donneront la coque, au réseau interne du brou par un ensemble de *connexions rayonnantes*. Vers le niveau du raccord ces connexions sont récurrentes. C'est à NICOLOFF que revient le mérite d'avoir signalé cette disposition des faisceaux à *symétrie radiaire*, et d'en avoir saisi l'importance. VAN TIEGHEM la passe sous silence et Charlotte NAST, ne parlant que de ses faisceaux *accessoires*, montre assez le peu d'intérêt qu'elle entend porter à tous faisceaux qui ne sont pas dans le plan sutural. Bien entendu, nous ne demanderons pas à BENSON et WELSFORD, ou à EAMES, dont on connait la position théorique, d'être moins laconiques sur ce point. Nous reviendrons à ces auteurs dans un instant.

Quant au système central, constitué donc par l'apport de faisceaux rayonnants, il se présente à la base sous forme de deux arcs de cercle se faisant face par leur concavité (fig. 12, Pl. I, 1). Il y a, à ce niveau, dans l'axe de la fleur, une sorte de stèle largement interrompue en deux endroits, dans le plan sutural. Cette stèle s'élève ainsi sur une certaine distance, émet des ramifications latérales dans le plan de la cloison primaire, puis poursuit son trajet en s'évasant quelque peu et se répartit confusément en quatre cordons, chacun des deux arcs de

Source : MNHN, Paris

cercle se scindant en deux. Ces faisceaux (*ventraux* ou *marginaux* de VAN TIEGHEM, NAST...) montent dans la cloison primaire, suivant sensiblement, mais à quelque distance, les bords de la fenêtre septale. Ils s'éteignent par la suite dans le parenchyme interne de la paroi de l'ovaire, dans le tissu qui constituera les ailes apicales de la cloison. Mais au cours de leur trajet, avant de se dédoubler, vers le milieu de la fenêtre septale, ils donnent chacun naissance à un cordon qui, descendant le long du bord de la fenêtre, vient constituer par sa jonction avec l'autre, la stèle funiculaire (fig. 10, pl. VII, 22).

⁂

Nous allons maintenant reprendre en détail et discuter un certain nombre de points. Il nous faut tout d'abord rapporter textuellement l'argumentation de VAN TIEGHEM :

« Après l'émergence des dorsaux, écrit VAN TIEGHEM, *il reste au centre quatre faisceaux qui sont les branches marginales des carpelles.* Ils continuent leur course verticale et ne tardent pas à se réunir en deux faisceaux situés sur un diamètre perpendiculaire à celui des dorsaux, très rapprochés et tournant leurs trachées l'un vers l'autre, en simulant un axe provisoire... ». Plus haut « *l'arc se divise en deux faisceaux puissants qui se tournent le dos, chacun présentant ses trachées à la loge. Il est bien évident que, tout au moins à partir de ce niveau, les faisceaux ne sont autre chose que les nervures marginales des deux carpelles dont les bords rentrants sont réunis dos à dos* ». De ces quatre faisceaux « nous verrons que, vers les trois quarts de la hauteur du fruit, c'est-à-dire vers le milieu de la longueur de l'ovule, une branche se détache de l'un d'eux ; ce cordon vasculaire descend immédiatement dans l'épaisseur même du parenchyme en longeant l'extrême bord de la cloison, et revient ainsi « jusqu'à l'insertion de l'ovule dans lequel il pénètre pour se ramifier dans le tégument. Chacun des trois autres faisceaux marginaux produit aussi, vers la même hauteur, une branche vasculaire descendante ; mais *ces trois cordons vasculaires se perdent parce que les trois ovules indépendants auxquels ils sont destinés et qu'ils suffisent à représenter dans le plan anatomique de la fleur ne se sont pas développés. Après avoir émis ainsi des rameaux ovulaires, les faisceaux marginaux continuent leur course verticale,* envoient fréquemment des branches transversales vers la périphérie, et *progressivement appauvris, ils pénètrent enfin dans les styles* où ils accompagnent de chaque côté la terminaison de la nervure dorsale ». Et VAN TIEGHEM conclut : le système vasculaire de l'ovule du Noyer s'insère donc sur *un seul des deux bords de l'une des deux feuilles carpellaires* constituant le pistil, et en un point où ce carpelle fertile est largement ouvert, où ses bords présentent leur écartement maximum ; *il forme d'abord un assez long funicule descendant,* qui demeure réuni dans le parenchyme du bord et par l'intermédiaire duquel le corps de l'ovule se trouve comme suspendu à ce bord dans la moitié supérieure uniloculaire du pistil. *L'ovule n'a donc au-*

Source : MNHN, Paris

cune liaison vasculaire avec la région du pistil située au-dessous de ce point, en particulier avec la partie biloculaire inférieure à sa base et sur laquelle il paraît reposer ; *sa placentation réelle est pariétale et appendiculaire, nullement basilaire et axile. De plus, trois ovules avortés, insérés de la même manière sur les trois autres bords carpellaires sont représentés dans le plan anatomique de la fleur par leur funicule descendant* ».

⁂

Nous n'avons cité aussi longuement VAN TIEGHEM que pour montrer avec quelle logique rigoureuse il conduit sa démonstration. Enoncée en ces termes la théorie sporophyllienne est difficilement attaquable. Ce n'est qu'en 1904, avec NICOLOFF, qu'une opposition sérieuse y est apportée. Elle reste sans lendemain. Et, dès 1909, BENSON et WELSFORD, dans un travail spécial, confirment en tous points, et en termes catégoriques, les vues de VAN TIEGHEM. Parlant des faisceaux placentaires ils écrivent :

« We have been able to sbow that they are part of the carpellary leaf traces and that hence the ovule is appendicular ».

A l'appui de leurs assertions ils publient de nombreuses figures. Malbeureusement ces figures sont des schémas non des photographies et, dépendant largement comme tels de l'interprétation des auteurs, n'emportent nullement la conviction.

BENSON et WELSFORD prétendent, en effet, que, parfois, un seul placenta aboutit à l'ovule, mais ils reconnaissent qu'il s'agit là d'une anomalie, que dans la généralité des cas l'ovule est desservi par deux placentas, qui sont eux-mêmes de nature double — les quatre faisceaux marginaux de VAN TIEGHEM. Quant à l'origine de ces faisceaux placentaires qui, pour NICOLOFF, sont caulinaires, BENSON et WELSFORD affirment avec VAN TIEGHEM qu'elle est foliaire. Les schémas qu'ils en donnent figurent seulement une coupe, dans les plans septal et sutural, illustrant à la lettre la description de VAN TIEGHEM. Et parlant de cet auteur, ils concluent :

« He thus claims that not only is the ovule appendicular but parietal and anatropus. Witb this conclusion we entirely concur, even though for purely descriptive purposes it may he convenient to call it basal and orthotropous ».

A la suite de VAN TIEGHEM, après que le travail de NICOLOFF eût été prétendument réfuté par BENSON et WELSFORD, il ne sembla plus qu'il y ait le moindre doute sur la validité de la théorie classique dans le cas de *Juglans*, et c'est à la lumière de celle-ci que la morpbologie de la noix fut exposée dans les manuels d'enseignement.

Dans leur livre « Introduction to plant anatomy », EAMES et MAC DANIELS (1925) présentent la fleur femelle de *Juglans* comme ayant pour son unique ovule, érigé, *presque anatrope* (fig. 8), un seul placenta fonctionnel. On connaît, d'autre part, l'entbousiaste adhésion de ces auteurs à la tbéorie classique. Enfin tout récemment encore (1948), HJELMQVIST adopte une attitude identique :

Source : MNHN, Paris

« For *Juglans* as well as for *Gale*, écrit-il, BENSON and WELSFORD (1909) have shown that the ovule is appendicular to a carpel and further that a second placenta is sometimes developped, rudimentary ; thus originally there were at least two ovules in the ovary ».

Quant à C. NAST (1936) qui a fait, spécialement sur ce sujet, la plus importante enquête, son opinion, quoique plus nuancée, n'en rejoint pas moins, pour l'essentiel, celle de ses prédécesseurs. Pour ce qui est des faits cependant, cet auteur se rapproche sensiblement de NICOLOFF ; mais, maintenant d'autre part, strictement et formellement, l'interprétation classique des carpelles sporophylles, sa production manque de valeur démonstrative. En effet NAST rejette comme non fondé dans les faits l'appel aux trois placentas non fonctionnels. NAST se demande quels sont les quatre faisceaux ovulaires dont parle VAN TIEGHEM. Désigne-t-il ainsi, se demande-t-elle, les quatre faisceaux ventraux, les quatre dorsaux (chaque dorsal étant double à la base) devenant les ventraux ? Mais alors où sont les dorsaux ? Mais NAST doit reconnaître cependant ce qu'il y a de singulier dans ce type d'ovaire : la double trace ovulaire. La seule explication, pense NAST, c'est l'existence ancestrale de deux ovules dont l'un aurait disparu au cours de l'évolution phylogénétique, sa trace fusionnant avec celle de l'autre. Cela nous ramène à la thèse de VAN TIEGHEM : les traces ovulaires sont des funicules. NAST ne diffère de VAN TIEGHEM que sur un point : elle n'a pas vu de traces ovulaires non fonctionnelles, et les traces fonctionnelles qu'elle voit sont au nombre de deux, non de quatre. D'après la théorie classique, un ovule ne pouvant avoir qu'une seule trace, NAST conclut qu'il a dû y avoir ici, ancestralement, deux ovules.

NICOLOFF, en son temps, n'a pas manqué de faire valoir, et avec force, une objection. Mais sa critique est restée lettre morte. *Il a établi que les quatre faisceaux ovulaires contribuent à constituer la stèle funiculaire.* Si donc, s'étonne-t-il, il y a bien quatre faisceaux marginaux des carpelles on a « *le fait curieux de voir un même ovule innervé par quatre faisceaux nés aux dépens de deux feuilles carpellaires.* Mais, vu le défaut d'une preuve suffisante, il semble plus rationnel de laisser aux nervures latérales la qualité de faisceaux de *nature axile* (c'est nous qui soulignons). On comprendra mieux ainsi le fait que l'ovule repose symétriquement sur des nervures qui viennent l'irriguer » (1).

Comme NICOLOFF et NAST nous n'avons nous-même jamais observé, dans aucune fleur ♀ de *Juglans*, qu'une trace ovulaire soit non fonctionnelle. Ainsi donc il faut abandonner cette fameuse contrevérité qui a cours dans la Science depuis 1869. Avec elle tombe l'argument fondamental en faveur de la théorie sporophyllienne. *L'argument, non la théorie !*

NICOLOFF a vivement critiqué aussi les observations de VAN

(1) Pour le moment nous ne prenons pas part à la discussion des interprétations, nous réservant d'y revenir longuement plus loin.

Source : MNHN, Paris

Tieghem concernant les placentas. Il a découvert *l'hétérogénéité* de leur origine. Nous avons déjà exposé ce point et nous n'y reviendrons qu'ultérieurement.

Pour ce qui est de leur nombre ou de leur orientation, si Nicoloff reconnaît qu'il y en a quatre, il avoue tout aussitôt qu'il ne les a jamais vus « tourner leurs trachées primaires du côté de la loge » et c'est seulement à un niveau donné que les faisceaux en question présentent cette « disposition double ». C'est encore Nicoloff qui relève l'erreur de van Tieghem croyant que les faisceaux placentaires se rendent dans les styles. En réalité, nous pouvons le confirmer catégoriquement après Nicoloff et Nast, les faisceaux placentaires n'y

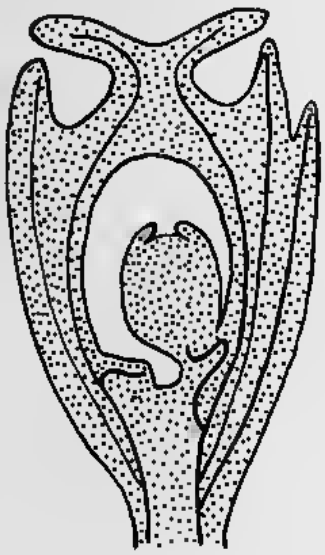


fig. 8

Fig. 8. — Section longitudinale d'une fleur de *Juglans* d'après Eames et Mac Daniels (1925). Remarquer l'existence d'un placenta non fonctionnel.

pénètrent jamais. Nast n'admet, nous l'avons vu, qu'une hétérogénéité partielle des placentaires, lesquels se forment fondamentalement à partir des dorsaux. Pour Nast il y a, à la base de la fleur, vers chaque suture, deux demi-faisceaux dorsaux associés chacun à un faisceau ventral. A un certain niveau la séparation des dorsaux et des ventraux se produit : il y a alors, à chaque suture, quatre faisceaux : deux ventraux, deux demi-dorsaux (c'est aussi Nicoloff qui, le premier, a vu que les dorsaux étaient de nature double à la base) les ventraux se dirigeant alors vers le centre de la fleur pour constituer la colonne placentaire sous forme de deux arcs de cercle. A mi-distance entre ce niveau et l'insertion de l'ovule cette colonne émet dans le plan de la cloison des ramifications qu'avait déjà signalées van Tieghem. C'est au-dessus que Nast observe la scission des deux arcs vasculaires en quatre

Source : MNHN, Paris

faisceaux « ventraux » qui d'ailleurs se ressoudent plus ou moins plus haut, au moment du départ des branches vasculaires vers l'ovule. Et NAST ne voit que deux faisceaux, un de chaque côté de l'ovule, descendre le long des bords de la cloison.

Quoique ayant examiné les *Juglandaceae* surtout au point de vue ontogénétique, HAGERUP (1934) a été amené cependant à formuler un jugement qui comporte une conception anatomique. Il a notamment

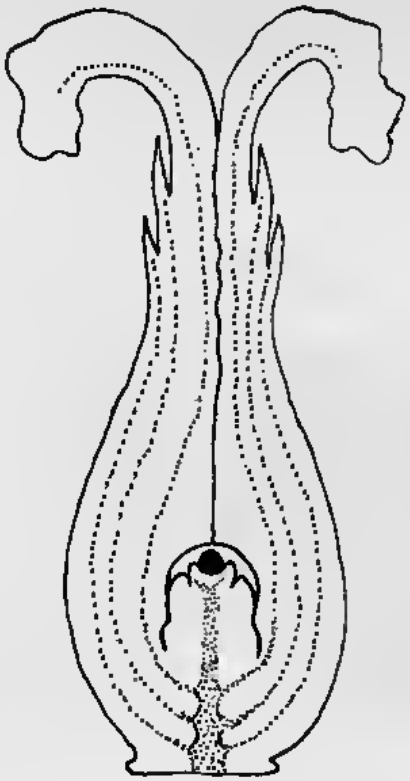


fig. 9

FIG. 9. — *Juglans cinerea*. Section longitudinale d'après HAGERUP. La vascularisation est figurée en pointillé. Remarquer l'existence d'une colonne centrale érigée qui se termine dans le tégument ovulaire.

figuré une fleur femelle de *J. cinerea* (fig. 9) dans laquelle le tracé vasculaire consiste en une colonne vasculaire prolongeant l'axe, et qui se rend directement au tégument ovulaire et dont partent les faisceaux involucraux, sépalaires et stylaires, illustrant ainsi sa théorie selon laquelle le funicule n'est que la suite directe de l'axe floral (1), les carpelles étant stériles, de « faux carpelles ». On voit ici, comme ailleurs, l'antinomie qui sépare HAGERUP des tenants fidèles de la

(1) Wir können hieraus den Schluss ziehen, dass der Funiculus eine directe Fortsetzung der Blütenachse ist ».

Source . MNHN, Paris

« théorie classique » des carpelles sporophylles, antinomie qui saute aux yeux quand on met en parallèle la représentation iconographique d'une même fleur suivant EAMES et MAC DANIELS d'une part, (fig. 8), HAGERUP d'autre part (fig. 9). La position d'HAGERUP rejoint celle de NICOLOFF, mais ne fait place à aucune considération anatomique solidement assise. Il est regrettable, disons-le tout de suite, qu'une hypothèse aussi faiblement étayée ait pu servir de référence fondamentale à des travaux d'ordre général sur la phylogenèse des Angiospermes. Les problèmes ont été quelque peu escamotés.

Il nous faut aussi verser aux débats les faits mis en avant par LANGDON (1939) dont l'étude a porté sur *J. mandshurica* Maxim. (sect. *Cardiocaryon*). Chez *J. regia* le cycle vasculaire périanthe-carpelle n'offre pas une répartition de ses éléments en groupes distincts comme chez *J. mandshurica* où LANGDON voit huit éléments principaux dont deux dans le plan septal et trois de part et d'autre. Cette répartition est en rapport avec l'ornementation de la coque qui, nous l'avons vu chez *J. cinera*, comporte huit côtes, portant chacune un fort faisceau vasculaire.

Ce sur quoi il nous faut insister ici concerne l'origine des faisceaux placentaires. Ils naissent, comme chez *J. regia*, du deuxième cycle de l'enveloppe charnue, mais les schémas de LANGDON montrent que c'est à un niveau élevé, puisqu'il faut atteindre, dans une fleur adulte, le niveau d'émergence des faisceaux sépalaires et stylaires, que se fait la jonction. A ce niveau élevé on observe que des faisceaux se détachent des huit éléments du cycle périanthe-carpelle, s'infléchissent vers l'intérieur, puis vers le bas (et alors présentant une orientation inversée) et descendent ainsi face aux huit groupes ascendants jusqu'à la base des loges. Là ils s'incurvent à nouveau vers l'intérieur, sous la base des loges qu'ils contournent pour remonter dans la cloison sous forme de deux cordons septaux. L'image des deux arcs de cercle basaux se faisant face par leur concavité se retrouve ici parfaitement.

Très tôt dans le développement de la fleur LANGDON observe des traces procambiales vers la base de la colonne placentaire, reliées aux groupes primaires de faisceaux. La *croissance ultérieure* portant sous le point d'émergence des faisceaux placentaires entraîne cette jonction très loin vers le haut : ce qui donne à l'état adulte cette disposition *cupulaire* de la vascularisation.

LANGDON, comme HAGERUP, admet l'existence des feuilles carpellaires, et prétend que c'est la tige qui forme la colonne placentaire, et que l'ovule en est une production, totalement indépendante des carpelles. La cloison primaire semble bien, pour cet auteur, de nature hétérogène, empruntant sa substance et à la tige et aux bords repliés des carpelles (1). Son argument essentiel, comme celui de SHUHART

(1) « Early in its development the expanding placental axis meets and apparently grows conjointly with the inturned margins of the two carpels, forming a vertical partition, in the plan of the carpels, which is partly axial and partly carpellary in origin ».

Source : MNHN, Paris

(1932) au sujet de *Carya*, fait appel à l'existence précoce d'une colonne placentaire au cours des premiers stades ontogénétiques. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

Pour ce qui est de l'origine des faisceaux placentaires, elle est marquée, chez *J. mandshurica*, d'une symétrie radiaire particulièrement nette.

Les faisceaux placentaires chez J. nigra.

En « explorant » les lacunes de la noix chez cette espèce, notre surprise a été totale de découvrir que les cordons placentaires, véritables gerbes de faisceaux étroitement liés dans la cloison primaire, s'épanouissent en dichotomies dans la lacune apicale et retombent, de chaque côté, en un long fouet (fig. 11). Loin de se terminer dans les

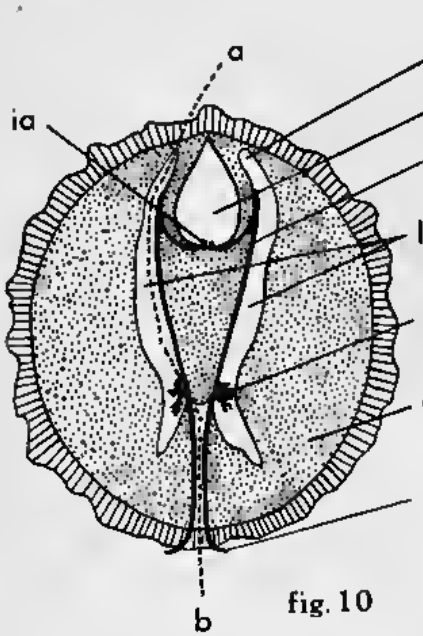


fig. 10

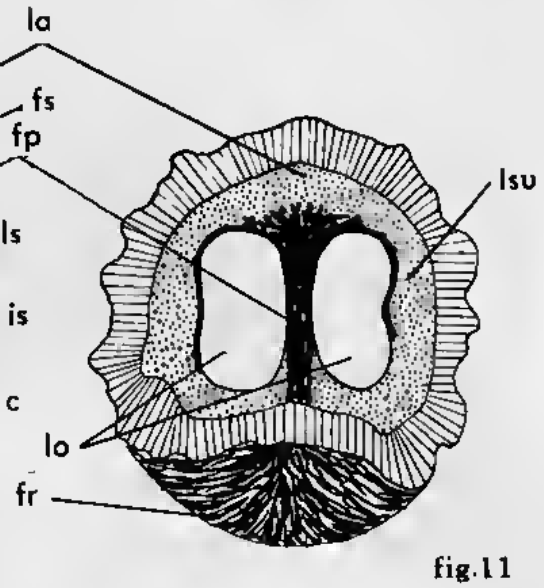


fig. 11

FIG. 10 et 11. — Sections longitudinales schématiques d'un fruit (sans brou) de *J. nigra* L. 10, suivant le plan de la cloison primaire ; 11, suivant la ligne pointillée ab, la partie gauche étant enlevée ; fr, faisceaux récurrents ; lo, loge ; c, cloison primaire ; is, irradiations vasculaires septales ; ls, lacunes septales ; fs, fenêtre septale ; io, insertion ovulaire ; la, lacune apicale ; lsu, lacune suturale ; fp, faisceaux placentaires. Remarquer : l'écartement placentaire, la disposition et l'origine des faisceaux placentaires. Noter aussi en 11 que la partie en pointillé représente un circuit lacunaire continu composé de la lacune septale, de la lacune apicale, des lacunes suturales et des lacunes inférieures horizontales dans la cloison secondaire.

styles, comme l'avait cru VAN TIEGHEM d'après *J. regia*, les faisceaux placentaires se ramifient dans la lacune apicale, s'infléchissent latéralement dans le plan perpendiculaire à la cloison primaire et descendent dans les lacunes des côtes suturales, parfois jusque vers le niveau de la cloison secondaire. Dans cette partie descendante ce sont

Source : MNHN, Paris

alors des faisceaux fins et apparemment simples, que nous appelons *fouets*. Dans leur partie ascendante ce sont des cordons complexes et fort importants qui prolongent de multiples faisceaux récurrents à symétrie rayonnante. Le même phénomène que chez *J. mandshurica* s'observe ici ; et la jonction avec les faisceaux du cycle périanthe-carpelles se fait dans la moitié supérieure du fruit. C'est toujours le même type *cupulaire* de vascularisation dont les bords peuvent être assez hauts.

La vascularisation des lacunes est assez difficile à mettre à jour car elle est masquée par le parenchyme diaphragmé qui en occupe l'intérieur (ce qui explique vraisemblablement qu'on ne l'ait pas encore signalée).

Nous appelons la distance qui sépare les cordons placentaires dans le plan de la cloison primaire, *écartement placentaire* (fig. 10). Celui-ci, presque nul à la base dans toutes les espèces, peut atteindre une certaine grandeur vers le niveau immédiatement inférieur à l'insertion ovulaire. C'est, mesurée dans un fruit adulte, une constante spécifique, et, dans certaines limites, générique. Il est relativement grand chez *J. nigra*, très réduit chez *J. regia*.

A une certaine hauteur, vers la base, les cordons placentaires émettent chez *J. nigra* des ramifications latérales que nous avons appelées *irradiations vasculaires septales*. Elles existent aussi chez *J. regia*.

Ce n'est pas un privilège des lacunes que de contenir une sorte de moelle diaphragmée. Les fleurs de *Juglans*, vers le moment de la fécondation, et un peu après, renferment un parenchyme quelque peu comparable qui occupe à peu près intégralement la loge.

Précisions sur la disposition des cordons placentaires. — Elle est souvent assez confuse, mais à certains niveaux, notamment vers la base des cordons, l'orientation des faisceaux est extrêmement nette. Les faisceaux rayonnants émanant du cycle interne du brou, notamment ceux qui se distinguent par leur importance, et qui sont, par ordre de valeur décroissante : les faisceaux du plan sutural (a), les faisceaux du plan commissural, des faisceaux intermédiaires définis (b) (fig. 12 et 13), se rassemblent au centre du cylindre floral pour former quatre arcs vasculaires qui bientôt se soudent étroitement deux à deux, tournant leurs trachées vers le centre du cylindre, leur phloème vers l'extérieur (Pl. I, 1). Les deux cordons placentaires sont alors constitués, chacun formé de deux parties, et se font face par leur concavité. Nous sommes, à ce niveau, à l'extrême base de la fleur, *dans le parenchyme sous-jacent aux cloisons*. Plus haut les cordons placentaires se trouvent inclus dans la cloison primaire, de part et d'autre du plan sutural mais originellement ils sont le résultat de la condensation dans le plan septal de faisceaux à symétrie radiaire et à orientation normale.

Nous voyons dans ce mode d'origine des cordons placentaires, et dans leur orientation, un fait capital qui réduit à néant les allégations de VAN TIEGHEM et de ses fidèles.

Nous sommes là au niveau de « l'axe provisoire » de VAN TIEGHEM, mais nous attendons toujours qu'une explication valable soit donnée

Source : MNHN, Paris

de cette « phase transitoire ». L'observation de VAN TIEGHEM, démentie par NICOLOFF, non confirmée par NAST, et que nous considérons nous

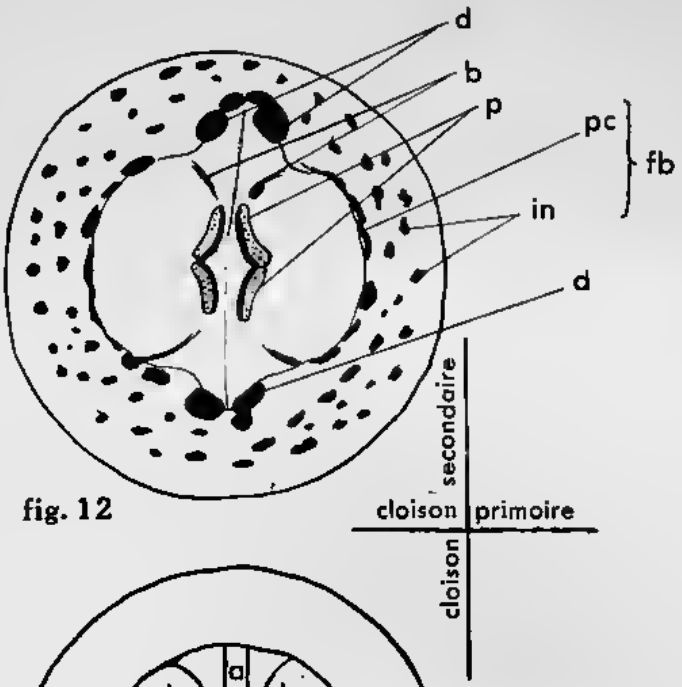


fig. 12

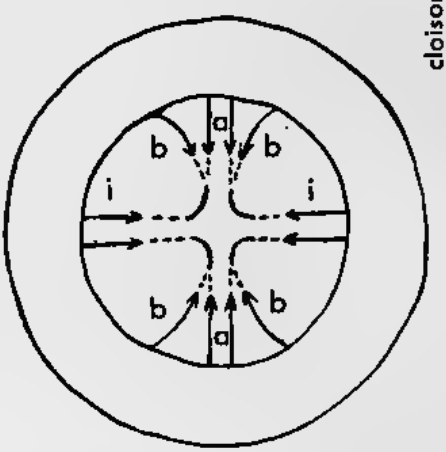


fig.13

FIG. 12 et 13. — Schémas de sections transversales dans la fleur femelle de *J. regia* L. 12, d'après une coupe réelle vers l'extrême base de la fleur. Les cordons placentaires, au centre sont constitués, et leur orientation parfaitement nette a été indiquée, le phloème est vers l'extérieur (en pointillé). Les faisceaux de l'enveloppe charnue ont une orientation peu saisissable et se relient entre eux par de nombreuses connexions. Les faisceaux dorsaux, dans le plan sutural forment de part et d'autre un ensemble complexe plus ou moins double. Des restes de faisceaux rayonnants (b) indiquent avec précision le niveau de la coupe. 13, diagramme théorique montrant comment les cordons placentaires se rattachent au réseau interne du brou : a, faisceaux suturaux ; faisceaux accessoires de Nast, indiqués par les flèches (i) dans le plan de la cloison primaire ; b, autres faisceaux rayonnants représentés aussi en 12. On voit, d'après les deux figures, que le nombre des faisceaux placentaires est de 4. Remarquer surtout l'orientation de ceux-ci ; in, faisceaux involucraux ; d, faisceaux dorsaux ; pc, faisceaux périanthe-carpelles ; fb, faisceaux du brou.

aussi comme controuvée, suivant laquelle, à un niveau plus élevé, les faisceaux en cause pivoteraient sur eux-mêmes, tournant leurs trachées

Source : MNHN, Paris

vers la loge, ne pourrait d'ailleurs être qu'un phénomène secondaire. Anatomiquement dans les niveaux supérieurs la complexité s'accroît et s'il est bien difficile de saisir les changements touchant l'orientation histologique des tissus conducteurs — qui sont parfois dépourvus de xylème — il n'en reste pas moins que les modifications de symétrie des faisceaux placentaires (chez *J. nigra*) qui passent de la cloison primaire dans les lacunes suturales, à angle droit, entraînent nécessairement des phénomènes de torsion, mais secondaires.

Il est d'ailleurs difficile de comprendre, à supposer que dans leur partie supérieure les faisceaux soient orientés de façon à se tourner le dos, comment pourrait alors se faire le raccord entre l'ovule central et ces faisceaux disposés comme s'ils devaient alimenter des ovules latéraux (1). De plus, *c'est sur une longueur considérable*, jusqu'au niveau des irradiations septales et au-delà, que l'axe provisoire reste parfaitement inaltéré. Comment dès lors expliquer cette soudaine torsion des faisceaux là où précisément la physiologie semble exiger qu'elle n'ait pas lieu. Tout concourt à démontrer, y compris le cheminement imprévu des faisceaux placentaires dans les lacunes suturales, que la conception tieghemienne n'est qu'une vue de l'esprit.

Un mot, pour terminer, sur les faisceaux dorsaux : leur nature double, très vite s'estompe et, vers le sommet de la fleur, certains faisceaux paraissent associés quelque peu aux dorsaux. Leur signification doit être éclaircie. Représentent-ils des traces vestigiales ? Ou sont-ce de simples ramifications vasculaires ?

L'hétérogénéité des faisceaux stylaires chez J. regia. — C'est une énigme anatomique que la présence, dans les styles de *J. regia*, de faisceaux surnuméraires par rapport aux dorsaux. Il y a certes dans ces styles de simples ramifications ; les faisceaux dorsaux se ramifient abondamment depuis la base de la fleur et contribuent pour une part à la constitution du réseau « périanthe-carpelle ». Mais il y a plus. Et Shuhart n'a pas manqué de noter, sans d'ailleurs proposer d'explication, que des faisceaux étrangers semblent associés aux dorsaux. En effet, on observe généralement que ces faisceaux naissent du cycle interne du brou, se polarisent rapidement et s'éteignent au niveau basal des stigmates.

Un grand nombre de coupes transversales dans de jeunes fleurs femelles de *J. regia* nous a aussitôt fait comprendre que la plupart des fleurs de *J. regia* étaient structuralement des fleurs plus complexes. L'examen des figures (Pl. V, 13, 14, 16 ; Pl. VI, 20) montre que les faisceaux surnuméraires peuvent s'isoler en des appendices parenchymateux dont la situation et le nombre — quoique variable — renseignent sur la nature. Ces appendices ne peuvent s'interpréter que comme représentant soit des pétales, soit des étamines, ou encore des productions de nature mixte participant de l'un et l'autre cycle. La plupart des fleurs, prélevées il est vrai sur le même arbre, présentaient

(1) Pour van Tieghem qui croyait à un seul placenta fonctionnel le fait pouvait paraître logiquement défendable.

Source : MNHN, Paris

ces structures anormales. Et l'on sait, d'autre part, qu'il n'est pas très rare de rencontrer des fleurs femelles de *Juglans* avec quelques étamines. En tout cas, il y a bien une hétérogénéité des faisceaux dorsaux chez *J. regia*, et le nombre théorique des appendices surnuméraires, atteignant ou dépassant six, indique qu'il s'agit, au moins pour partie, d'étamines.

Remarque histologique. — Les coupes sériées dans une fleur, vers le moment de la fécondation (Pl. II, 3), montrent qu'à ce stade elle n'est encore qu'un cylindre de tissus parenchymateux et méristématiques, presque *totalement plein*. Les loges, que délimitent de simples *sinus* périphériques, sont occupées entièrement par l'ovule, d'une part, du parenchyme, d'autre part.

B. — Morphogenèse et Histogenèse du gynécée.

Nous allons suivre pas à pas le développement de la fleur chez *J. regia*, à partir du stade que nous appellerons des primordiums *carpellaires*, jusqu'à une époque postérieure à la fécondation. Notre dessein consiste à décrire surtout les processus de morphogenèse et d'histogenèse relatifs aux structures intraovariennes, notamment la formation des cloisons et de la loge.

Pour qui cherche à élucider le problème de la valeur morphologique des carpelles il n'est pas sans doute de plus sûre méthode que celle qui recourt à l'ontogénétique. C'est une grande surprise de ne trouver, dans cet esprit, que des recherches accessoires ou quelque peu fragmentaires. Il y a là une lacune, en un point fondamental. L'étude qui suit apporte des faits nouveaux et permet de modifier la conception qu'on pouvait se faire jusqu'à présent du gynécée chez *J. regia* (1). Elle comporte, de plus, des développements en Morphologie générale.

Stade des primordiums carpellaires (fleurs d'environ 1 mm de diamètre).

Une section longitudinale (Pl. III, 5) antéro-postérieure passant par l'axe de la fleur montre qu'entre les deux protubérances ou primordiums carpellaires le méristème apical fait saillie, en forme de dôme.

La croissance rapide des tissus profonds de l'enveloppe florale entraîne une surélévation des bords carpellaires dorsaux (externes). Une ligne en cloche renversée allant de l'un à l'autre de ces bords démarque au-dessus une grande région méristématique, au-dessous un tissu en voie de parenchymatisation. Dans un plan défini (Pl. III, 5, 6), on voit que des traces en voie de procambisation relient la région méristématique et la stèle basale où s'observent des trachées. Il y a

(1) Le seul travail important sous cet angle est dû à C. Nast.

Source : MNHN, Paris

continuité méristématique, puis procambiale entre le méristème apical et la stèle basale.

Exempts, bien entendu, de toute trace procambiale et largement ouverts, les primordiums carpellaires se présentent par leur disposition et par leur forme (Pl. IV, 7), comme les lobes de l'enveloppe florale, mais à un état ontogénétique moins avancé. Des trachées sont observables dans tous les sépales comme dans l'involucre. Et l'ensemble de ces lobes coiffe étroitement les primordiums carpellaires. C'est le stade immédiatement antérieur au développement des papilles stigmatiques et à la différenciation procambiale des carpelles. Très rapidement on va voir croître le méristème apical en véritable petit mamelon qui, restant isolé sur ses flancs antéro-postérieurs, va faire corps dans le plan latéral avec la paroi ovarienne.

Stade des ébauches carpellaires avec traces procambiales et même premières trachées (fleurs d'environ 1,5 mm *de diamètre).*

L'enveloppe florale entourant toujours complètement la fleur par en haut (Pl. IV, 9) fait de celle-ci un système clos ; les protubérances carpellaires sont en plein développement : mais un arc procambial y est maintenant nettement marqué, *avec des trachées dans la partie inférieure, au niveau d'isolement des stigmates, et un peu au-dessus.* Les papilles stigmatiques commencent à se former dans les régions médio-ventrales, remarquablement méristématiques, des carpelles (Pl. IV, 8).

La saillie en dôme du méristème apical est devenue un important mamelon central (Pl. IV, 11). Ce mamelon se rattache à la cavité ovarienne de part et d'autre dans le plan latéral (Pl. IV, 10). Nous avons alors, non pas, comme précédemment, une fente sensiblement circulaire, mais deux fentes doucement concaves vers l'axe. Sur une coupe longitudinale médiane (Pl. II, 4), on voit que le mamelon central a une base élargie (m). Au-dessous du niveau qui vient d'être évoqué, à ce stade, la fleur est une *masse pleine* où seules les deux fentes sur un court espace peuvent représenter des vides (Pl. IV, 10).

Un peu plus tard (Pl. IV, 12 ; Pl. V, 13, 14, 15), alors que la fleur croît et s'élargit, les fentes s'approfondissent, mais restent à l'état de fentes : l'aire centrale qui les sépare devient massive et se parenchymatise, mais les fentes profondes d'environ 70 μ sont toujours bordées de part et d'autre d'un tissu méristématique (Pl. V, 15).

Stade du primordium tégumentaire (fleurs d'environ 1,5 - 2 mm *de diamètre).*

Voici que maintenant (Pl. V, 16, 17, 18), le développement se poursuivant, apparaît un très remarquable primordium tégumentaire (Pl. V, 17). Une fois de plus se vérifie le caractère mis en avant par Hagerup, savoir la naissance en croissant de ce primordium. Une série de coupes transversales permet de se faire une idée précise de la forme du tégument et de sa nature. Le futur ovule n'est encore

Source : MNHN, Paris

qu'une protubérance méristématique entourée par un primordium tégumentaire en croissant complètement fermé à la base (Pl. V, 18), et largement ouvert au sommet, sorte de cornet qui à ce stade rappelle tout à fait des formes adultes de Sélaginelle ou de *Lepidocarpon* (cf. Emberger 1950). Mais l'observation de plusieurs fleurs montre une certaine variation dans l'orientation du croissant par rapport au plan des carpelles. Sa nature est entièrement méristématique, comme celle du nucelle.

Notons aussi que des trachées bien constituées s'observent jusque dans le sommet des stigmates, ceux-ci étant toujours enclos par les sépales.

Stade de l'ébauche tégumentaire et de la manifestation apparente du parenchyme de remplissage
(fleur d'environ 2 mm de diamètre ou un peu plus).

Les papilles stigmatiques se développent et les carpelles vont commencer à pointer vers l'extérieur. Le parenchyme central, inclus entre les deux fentes, s'avance sous forme de cornes, de part et d'autre du tégument, dans le plan sutural (Pl. VII, 21). Les carpelles se ferment progressivement par suite de la croissance en profondeur des parties concrescentes. Du point de vue histologique, la parenchymatisation débute déjà vers la base du tégument mais le sommet de celui-ci, en voie de croissance, reste méristématique. Une différenciation méristématique, puis procambiale à mesure que l'on descend indique nettement le tracé du futur réseau conducteur du tégument. Le parenchyme central borde toujours les deux fentes du côté interne, limité par une couche de cellules méristématiques. Notons encore l'existence de régions plus méristématiques qu'ailleurs : à la pointe des « cornes » suturales, et à la base des deux fentes, toutes ces régions contribuant spécialement au développement en cours.

On voit que dans le plan longitudinal antéro-postérieur (Pl. VII, 21) les traces procambiales tégumentaires sont interrompues vers le bas. Mais dans le plan longitudinal latéral le dessin des placentaires apparaît (Pl. VII, 22) : c'est le plan de la cloison primaire, et les fentes que nous pouvons appeler *sinus loculaires* n'y sont pas visibles, non plus que les « cornes » du parenchyme central. On voit dans ce plan que les cordons procambiaux placentaires, s'infléchissent basalement, puis remontent assez haut (Pl. VII, 22) pour se raccorder aux faisceaux carpellaires latéraux. A ce niveau inférieur les faisceaux placentaires sont donc du type nettement récurrent : c'est le niveau du réseau infraloculaire. Chez *J. nigra* la récurrence est encore plus accentuée et Langdon a montré qu'il en était de même chez *J. mandshurica*. A cet égard il y a bien homogénéité structurale dans tout le genre *Juglans*. Ajoutons qu'au stade envisagé ici la partie récurrente des cordons placentaires offre de belles trachées (Pl. VII, 22).

Source : MNHN, Paris

Développement du parenchyme de remplissage (fleur de 2 - 2,5 mm de diam.).

Les stigmates, avec papilles très importantes, ont fait franchement irruption à l'extérieur. Mais le phénomène nouveau, par son ampleur, c'est la manifestation du parenchyme de remplissage.

En coupe transversale au niveau du funicule, caractérisé par une stèle procambiale bien constituée, le parenchyme de remplissage se présente sous forme de deux excroissances triangulaires, deux cornes, logées dans les espaces laissés vacants entre l'ovule et la paroi ovarienne. Un peu plus bas la soudure s'établit entre ces excroissances parenchymateuses, d'une part, et le funicule ou le placenta d'autre part : sur une coupe transversale on voit les deux sinus en accent circonflexe se faisant face par leur concavité (Pl. VI, 19) et séparant un parenchyme central massif, des parois ovariennes. Les sinus sont toujours tapissés d'un méristème, réduit à une ou deux couches cellulaires du côté interne (sorte de protoderme). A la base des sinus une coupe transversale montre que ceux-ci semblent s'interrompre en leur milieu : nous allons arriver au stade de formation de la cloison secondaire.

Epoque de la pollinisation (fleur de 3 - 3,5 mm de diam.).

Nous avons là une grande fleur de 7-8 mm de longueur avec deux stigmates qui dépassent d'environ 1,6 mm la pointe des sépales. Le tégument entoure complètement le nucelle, et le développement du sac embryonnaire indique que l'époque de la pollinisation est atteinte (Pl. II, 3) : une croissance intercalaire a porté très haut les lobes involucraux et sépalaires par rapport au niveau de l'ovule. Une coupe longitudinale dans le plan sutural (Pl. II, 3) montre que les deux *cornes* du tissu de remplissage ont pris une grande importance, mais leur caractère méristématique s'est manifestement atténué. L'image de cette structure, dans ce plan, évoque assez celle d'un grand tégument, et cette interprétation a été proposée. Nous verrons qu'il s'agit de tout autre chose.

Le parenchyme central, toujours massif, qui occupe l'aire comprise entre les deux sinus, se présente comme s'irradiant quelque peu à partir d'un mur radial à plus petites cellules, orientées plus ou moins verticalement, et s'évasant à la base. Les cellules périphériques par rapport à ce mur, s'étirent en éventail « comme pour rester en contact avec la paroi ovarienne ». Vers le haut, notamment, elles forment des séries sensiblement tangentielles aux traces procambiales du tégument. Niculuff appelait ces structures, ces *cornes*, des « évaginations ailées ». On peut voir que déjà le caractère méristématique, *protodermique*, de la couche cellulaire qui limitait le parenchyme de remplissage au bord des sinus commence à s'effacer.

Quelques coupes transversales permettent de préciser un certain nombre de points. Un peu au-dessus du niveau du réseau infralocu-

Source : MNHN, Paris

laire à trachées bien formées, on distingue la base des quatre sinus (Pl. VIII, 23) bordés de cellules méristématiques, oblongues dans le sens anticline. A l'extrémité distale des sinus, en coupe transversale, il y a une petite aire méristématique où se manifestent des divisions anticlines, périclines et obliques.

Le plan antéro-postérieur est marqué par un tissu lui aussi relativement méristématique et portant sur une dizaine de couches cellulaires : c'est le futur parenchyme sutural (Pl. VIII, 23).

Les deux traces procambiales des faisceaux placentaires dans le plan transverse sont nettement visibles : nous sommes loin, comme on le voit, de l'image d'une stèle procambiale, car l'aire parenchymateuse qui sépare ces arcs procambiaux est considérable.

Bientôt, quand on s'élève, les fentes s'allongent et finissent par se rejoindre : c'est le niveau supérieur de la cloison secondaire. Cette jonction des sinus loculaires, deux à deux, au-dessus des sutures, entraîne dans la cavité ovarienne la suppression du parenchyme sutural : nous nous trouvons en plein parenchyme de remplissage et tout près du niveau où l'ovule va s'isoler. Les deux arcs du procambium placentaire s'éloignent l'un de l'autre, se dispersent quelque peu et deviennent très peu visibles. Le massif parenchymateux compris entre les deux sinus est absolument vierge de toute différenciation. Mais un peu plus haut on note que la région centrale de ce parenchyme y est plus dense, à cellules plus petites. Nous allons toucher une nouvelle région méristématique : c'est le niveau de la stèle procambiale du funicule (Pl. VIII, 24) et les traces procambiales des placentaires sont toujours présentes.

Un peu plus haut encore (Pl. IX, 25), le funicule se découpe, les sinus se rétrécissent brusquement.

Un peu au-dessus (Pl. IX, 26) le funicule est isolé, et aussi les *cornes* parenchymateuses. Chacun des arcs placentaires procambiaux s'est divisé en deux et les deux parties provenant de la séparation s'écartent l'une de l'autre : ce fait n'a pas été suffisamment remarqué. Or, nous avons vu que chez *J. nigra*, chaque cordon placentaire parvenu dans la lacune apicale du fruit adulte envoie un *fouet* dans chaque côte suturale. Chez *J. regia* ce phénomène non observable dans le fruit adulte se produit donc de la même façon dans la fleur. Cette observation permet de comprendre comment les choses doivent se passer chez *J. nigra* et aussi, nous le verrons, chez le Pacanier. On peut supposer que les faisceaux s'écartent puis s'infléchissent latéralement, à un stade précoce, la récurrence étant obtenue par une croissance postérieure.

Stade postérieur à la fécondation : le développement en fruit.

Si nous prenons un jeune fruit d'environ 6-7 mm de diamètre l'observation du parenchyme intraovarien révèle un fait nouveau qui a jusqu'à présent échappé à l'attention. Dans une section transversale passant légèrement au-dessus de la cloison secondaire les sinus, dont nous avons suivi la genèse, ont un dessin déterminé : ils sont sinueux-

Source : MNHN, Paris

onduleux depuis leur pointe commissurale (fig. 14) jusqu'à l'indentation suturale ; c'est la préfiguration du fruit adulte dont on sait

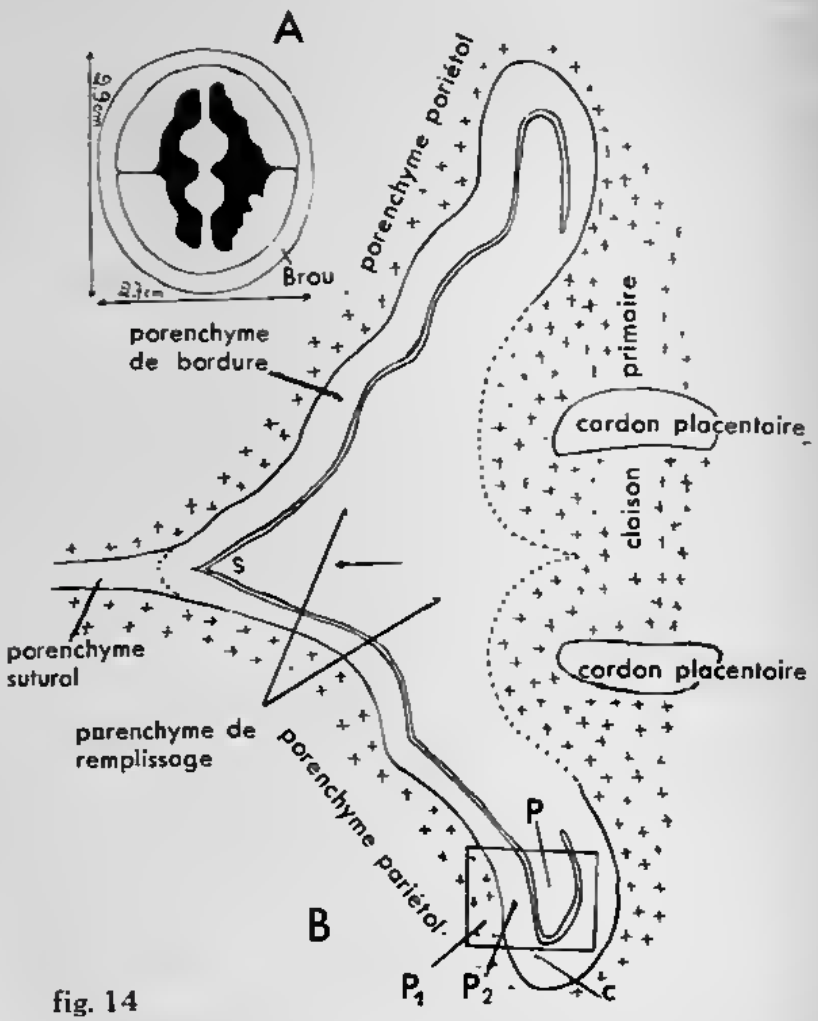


fig. 14

Fig. 14. — Sections transversales, schématiques, dans un jeune fruit chez *J. regia*. A, fruit déjà bien développé, récolté vers la mi-juillet. La cavité ovarienne figurée en noir est remplie à ce stade par un tégument contenant principalement une grande vacuole aqueuse. B, détails d'une partie d'un fruit beaucoup plus jeune. La loge est occupée par du parenchyme de remplissage dont certaines cellules sont remarquablement étirées suivant le sens indiqué par la flèche. La partie encadrée a été photographiée à un fort grossissement (pl. I, 2). Ces coupes passent par un plan situé au-dessus de la cloison secondaire. s, indentation suturale ; P, parenchyme de remplissage ; P_2 parenchyme de bordure ; P_1, parenchyme pariétal ; c, extrémité commissurale.

que les parois ovariennes présentent intérieurement des côtes : déjà se marquent nettement les côtes suturales. Même à ce stade, dans toute la région infrafuniculaire, aucun vide autre que celui très

Source : MNHN, Paris

spécial, des sinus n'est présent. Le fait nouveau, c'est la présence d'une bande parenchymateuse d'épaisseur variable, disons à titre indicatif, de 5-6 couches cellulaires, mais pouvant être plus mince ou beaucoup plus importante, constituant la partie interne des parois ovariennes ; nous appellerons ce parenchyme, *parenchyme pariétal de bordure*. A la vérité les cellules en sont encore assez méristématiques mais la parenchymatisation va s'y étendre rapidement. Aux extrémités commissurales (c) ce parenchyme de bordure (fig. 14, P_2) est plus franchement encore méristématique ; il borde sur une certaine distance la cloison primaire et l'on passe, dans cette région, du parenchyme de bordure au parenchyme de remplissage (fig. 14, P).

Les cellules du parenchyme de remplissage sont du type de celles du parenchyme septal mais avec une tendance parfois très accentuée à l'étirement. Le parenchyme de remplissage résulte de l'étirement des cellules sur les flancs de la cloison primaire en vue d'occuper la place vide qu'entraine la croissance. Bien entendu il n'est plus question à ce stade d'observer ne serait-ce qu'un vestige du méristème superficiel qui bordait les sinus. Maintenant, et contrairement à ce qu'il semblait aux stades précédents, les sinus loculaires apparaissent, en quelque sorte, comme coupant le parenchyme *intraovarien* (parenchyme pariétal de bordure et parenchyme de remplissage) en deux. Dans le parenchyme *ordinaire*, constituant la paroi et la cloison, la parenchymatisation suit une voie différente de celle du parenchyme intraovarien.

Le parenchyme de bordure ne se distingue donc qu'assez tardivement au cours de l'ontogenèse. Il commence à se voir seulement vers l'époque de la pollinisation et ne devient très net qu'après la fécondation. C'est un parenchyme qui est appelé comme le parenchyme de remplissage à se désintégrer rapidement au cours du développement du tégument et de l'albumen : parenchyme sans avenir au stade fruit. Au contraire le parenchyme pariétal va grandir considérablement et se sclérifiera dans le fruit adulte. Vers le moment de la fécondation on remarque déjà que quelques cellules pariétales, à une certaine distance du bord interne de la paroi, se différencient. Puis la différenciation s'étend rapidement, mais toujours à une certaine distance du bord interne. C'est la limite entre le parenchyme de bordure (P_2, Pl. I, 2) et le parenchyme pariétal vrai (P_1, Pl. I, 2).

Une section transversale passant vers l'extrémité des cordons placentaires montre aussi des faits à noter. Nous trouvons ici, à nouveau, quatre aires loculaires et, de plus, une aire loculaire centrale où se logera la saillie radiculaire. La cloison primaire est largement interrompue par la « fenêtre septale ». Les bords élargis de celle-ci contenant les faisceaux placentaires font, de part et d'autre, leur jonction avec la paroi bombée de l'ovaire (future côte suturale). [On sait que dans les fruits adultes de *Juglans* il y a une communication entre la lacune apicale (intraseptale) et les lacunes des côtes suturales]. Ainsi se trouvent coupés en deux les sinus loculaires. Mais ils sont toujours constitués de la même façon, bordés des mêmes parenchymes. Ce sont

Source : MNHN, Paris

ces mêmes parenchymes qui, dans le haut de la cavité ovarienne, entourent la jeune graine et sont en rapport avec le parenchyme sutural de la paroi.

Une coupe transversale au niveau de la cloison secondaire montre notamment que le tissu de remplissage se rattache, selon le même mode que pour la cloison primaire, au tissu de la cloison secondaire. Il y a une limite nette, sous forme de sinus, seulement du côté de la paroi ovarienne (de même chez *Pterocarya* (pl. XIII, 32).

Dans un fruit d'environ 30 mm de diamètre (1), la sclérification de la coque a commencé à partir de l'extérieur, et progresse rapidement vers l'intérieur. Le tégument remplit entièrement les compartiments de la loge. Une coupe transversale montre qu'il est lui-même rempli d'une grande vacuole aqueuse. Mais le parenchyme de remplissage n'est plus visible : les sinus loculaires sont devenus des chambres (fig. 14, A, en noir).

Vers la mi-septembre, à Paris, la noix apparemment à maturité a encore ses cloisons et la moitié intérieure de ses parois faites d'un parenchyme non ossifié. Chez *J. regia* cette épaisse couche de parenchyme spongieux ne se sclérifiera pas ultérieurement. Il est représenté dans les coques, à l'état sec, par le tissu interne de la paroi et par ses cloisons : tissu membraneux et plus ou moins déchiré.

C. — Résumé, Discussion et Conclusions.

Parti de l'étude de *Juglans* d'après une abondante littérature nous n'avons pas tardé à nous aviser que d'importantes contradictions touchant les faits et les interprétations, suivant que l'on s'adresse à tel ou tel auteur, empêchaient de se faire une conception morphologiquement valable de la fleur et du fruit. Dans ces conditions une seule entreprise s'imposait, à laquelle nous nous sommes donné : repartir à zéro, refaire une fois encore ce qu'avaient fait avant nous van Tieghem, Nicoloff, Benson et Welsford, Hagerup, Nast, Langdon. La vue directe ainsi obtenue appuyée sur l'accumulation de petites observations, de rectifications de détails, de confirmations et d'infirmations alternées, nous a conduit à faire le point, au moins provisoirement. Voici en bref nos principaux résultats groupés sous les rubriques : Anatomie, Ontogénétique, Discussion.

Anatomie. — Nous avons jeté un jour nouveau sur la valeur des *faisceaux dorsaux* des carpelles. Le *caractère extérieur* de ces faisceaux par rapport à la coque du fruit, caractère connu, a été mis en relief et sera *pour la première fois* utilisé au cours de ce travail, comme *critère fondamental de détermination*. Quoiqu'un peu confuse, la *nature double* des faisceaux dorsaux, signalée par Nicoloff et Nast, semble pouvoir être acceptée. Des observations faites sur d'autres genres montrent qu'à sa base le faisceau dorsal se forme par rappro-

(1) Cueilli, sous le climat de Paris, vers le début de juillet.

Source : MNHN, Paris

chement de deux faisceaux, lesquels ont été préalablement rendus distincts par le départ de la partie médiane (en tant que faisceau sépalaire médian) d'une trace unique.

La complexité des faisceaux en cause, au niveau des stigmates, entrevue par SHUHART, ne s'explique pas totalement par le phénomène de ramification dont parle NAST ; nous avons prouvé qu'il y avait une *hétérogénéité stylaire* en rapport avec l'existence d'appendices surnuméraires qui sont, au moins pour partie, et peut-être totalement, de *nature staminale* (1).

La question-clé des faisceaux placentaires méritait une attention toute spéciale afin que soient précisés certains de leurs caractères : nature, orientation, trajet, nombre, origine. Les anatomistes de l'école de VAN TIEGHEM et de EAMES ont toujours accordé le plus grand poids aux arguments tirés de la morphologie des faisceaux placentaires, et c'est une faiblesse des ontogénétistes de les avoir trop souvent négligés.

Chez *Juglans* les faisceaux placentaires naissent d'un plexus basal à *symétrie radiaire*. Ils forment ensuite deux cordons en arcs de cercle, à *orientation stélique* normale, qui s'élèvent dans la grande cloison primaire ; ces cordons placentaires résultant chacun de la fusion de deux faisceaux, se dédoublent vers le haut mais *ne se rendent pas dans les stigmates*. En réalité il y a donc quatre faisceaux placentaires qui s'éteignent dans la lacune apicale ou qui pénètrent, parfois profondément, dans les lacunes des côtes suturales.

A chacun des deux cordons placentaires septaux se raccorde, au-dessus du niveau d'insertion ovulaire, un cordon ovulaire. Il y a deux cordons ovulaires, dans le plan septal, qui contribuent, *l'un et l'autre*, à la formation de la stèle funiculaire. Pour VAN TIEGHEM chaque cordon ovulaire représentant deux traces il y aurait, au total, quatre traces ovulaires *dont une seule fonctionnelle* ; ces faits n'ont pu être confirmés.

Ontogénétique. — Au début de l'édification du gynécée une *proéminence bombée* forme le fond de la cavité ovarienne largement ouverte en haut. C'est le stade des primordiums carpellaires encore entièrement méristématique.

Très rapidement le développement ultérieur montre que la proéminence devient petit *mamelon* qui reste isolé sur ses flancs antéro-postérieurs suivant deux fentes, mais qui fait corps dans le plan latéral avec la paroi ovarienne. C'est le premier indice de la formation de la cloison primaire. L'approfondissement des fentes ou sinus va se poursuivre rapidement par croissance de la cloison et des parois externes. *Ces sinus représentent la cavité ovarienne. Le mamelon apical-axial représente le méristème ovulaire.*

Le développement, jusqu'à la naissance de la cloison secondaire, comporte notamment la formation des papilles stigmatiques et la formation du parenchyme de remplissage. L'ovule, non encore tota-

(1) LANGDON (1939) a déjà signalé, chez *J. mandshurica*, la présence de staminodes indiscutables ; de plus cf. MANNING (1940).

Source : MNHN, Paris

lement enfermé dans le tégument, repose axialement sur une masse de parenchyme occupant toute l'aire centrale de la fleur jusqu'aux deux fentes. Celles-ci, bordées d'une sorte de protoderme, se sont considérablement allongées et approfondies. Le parenchyme central envoie vers le haut, dans le plan antéro-postérieur, entre tégument et paroi ovarienne, deux excroissances remarquables (parenchyme de remplissage formant des cornes).

La croissance intercalaire porte de plus en plus haut, par rapport au niveau d'insertion de l'ovule, les lobes involucraux et sépalaires. Il y a là un phénomène très remarquable, singulier, propre à la fleur et qui fait que très rapidement dans les premiers stades ontogénétiques les lobes externes, nés les premiers, se trouvent surélevés par rapport aux lobes internes plus jeunes.

Vers l'époque de la pollinisation les stigmates très papilleux sont extérieurement bien développés ; le tégument entoure complétement le nucelle. Les cellules du parenchyme de remplissage s'étirent radialement comme pour compenser l'accroissement en volume et maintenir les sinus étroits.

Après la fécondation on voit qu'une différenciation cellulaire commence dans la paroi ovarienne, différenciation qui épargne une certaine épaisseur de parenchyme contigu à la fente. Ce parenchyme de bordure reste assez longtemps méristématique et va continuer quelque peu à s'accroître. Par endroits il subit aussi des étirements cellulaires, mais moins accentués que ceux du tissu de remplissage. Le parenchyme qui limite les fentes de l'autre côté prolonge le parenchyme septal dont il est la partie marginale étirée. En somme il n'y a pas de différence fondamentale entre les deux parenchymes qui bordent chaque fente ou sinus.

Le parenchyme interne de l'ovaire est une *structure temporaire* qui se désintégre au début du développement du fruit.

Ce parenchyme est en rapport avec le parenchyme sutural que n'atteindra pas davantage la sclérification de la coque. Il est en rapport aussi avec le parenchyme stylaire.

Un parenchyme interne temporaire existe aussi chez les Myricacées et se désintégre après la fécondation. Il y aurait peut-être lieu aussi d'évoquer à cet égard un certain nombre de fruits comme ceux de *Castanea* ou de *Corylus*.

Dés le début de la formation du mamelon apical méristématique, il y a *continuité* de cette région méristématique avec le primordium méristématique des carpelles, plus tard seulement avec la région ventrale méristématique des carpelles. Ultérieurement il y a jusque vers l'époque de la pollinisation, continuité méristématique avec les bords des sinus. Mais bientôt, alors que l'ovule se développe et se transforme en graine, la cessation du caractére méristématique intervient, sur le bord interne de la fente d'abord ; la parenchymatisation s'accentue ainsi que l'étirement ; puis c'est la désintégration.

Le développement ontogénétique montre, d'autre part, que les traces vasculaires sont initialement méristématiques, puis procambiales et que le procambium se différencie dans le sens acropéte.

Source : MNHN, Paris

Discussion et conclusions. — Examinons d'abord le cas du parenchyme intraovarien.

C'est probablement NAWACHINE (1895) qui le premier s'est penché sur le problème du parenchyme interne de l'ovaire de *Juglans*.

M. C. DE CANDOLLE (1862) ni VAN TIEGHEM (1871) n'y ont prêté attention. L'ovule se trouve « au sommet d'un placenta central, s'élevant en forme de colonne », écrit C. DE CANDOLLE. NAWACHINE a vu que le « placenta » remplit toute l'aire comprise à l'intérieur de l'ovaire et même fusionne avec les parois de celui-ci. Il considère que ce parenchyme traversé par les tubes polliniques peut faciliter la chalazogamie. KARSTEN (1902) et BILLINGS (1903) ont adopté cette façon de voir. Pour KARSTEN il s'agirait d'un deuxième tégument. NICOLOFF (1904) a cru que ces « évaginations ailées » pouvaient au moment de la fécondation dépasser quelquefois la région micropylaire, mais il a bien vu, contrairement à ce que croyaient NAWACHINE et KARSTEN, que ces « corps ailés » n'existent pas seulement dans le voisinage immédiat de l'ovule, mais « se prolongent latéralement sur la cloison jusqu'à une distance relativement considérable de celle-ci ». Pour NICOLOFF, ils naissent aux dépens du « placenta », lequel, ajoute-t-il, constitue la cloison. Il pense aussi, avec NAWACHINE, qu'il y a lieu d'établir un rapport entre cette structure et le mode de fécondation particulier. BENSON et WELSFORD (1909) font un rapprochement entre ce « packing tissue » et le trichome placentaire des Salicacées. Pour NAST (1935) ce sont des excroissances placentaires qui ne se soudent jamais à la paroi ovarienne et qui pourraient avoir un rôle de réserve du fait qu'elles se désintègrent quand l'albumen se développe. Cet auteur les compare aux excroissances placentaires de *Lycopersicum esculentum* ; elles ne seraient pas nécessaires à la fécondation. HJELMQVIST (1948) retient comme possibles la suggestion de KARSTEN et celle de BENSON et WELSFORD. Il n'écarte pas l'idée que les appendices en cause puissent se développer, soit en trichome, soit en tégument externe.

On voit que l'opinion des auteurs varie considérablement ; c'est qu'elle ne repose en aucun cas sur une étude suffisamment poussée pour permettre d'asseoir telle hypothèse plutôt que telle autre, toutes étant plausibles a priori. Plusieurs faits mis à jour au cours du présent travail orientent la recherche dans une voie précise. Le *parenchyme de remplissage* n'est qu'un aspect un peu particulier du parenchyme septal et pariétal. Il fait partie du parenchyme de bordure interne qui, dans la région des cloisons et du fait de la croissance de la fleur et du fruit, s'étire radialement, d'une part, vers le haut, d'autre part, là où il y a des espaces vides, formant ainsi deux « cornes » dans le plan sutural. Le fait que des auteurs aient cru voir ce parenchyme au delà de la région micropylaire, ou qu'il leur ait paru se souder à la paroi ovarienne vient du fait de l'existence sur toute la surface interne de l'ovaire et jusqu'à l'extrême sommet de la cavité ovarienne, d'un parenchyme de bordure.

Il ne peut s'agir d'un deuxième tégument puisque le parenchyme en cause tapisse entièrement la paroi ovarienne et fait corps avec elle.

Source : MNHN, Paris

Ce n'est pas non plus une simple excroissance placentaire ou septale, comme l'ont pensé NAST et NICOLOFF.

On peut penser que le parenchyme pariétal de bordure n'est peut-être pas éloigné par sa nature des papilles stigmatiques. C'est un parenchyme carpellaire, superficiel, « ventral » et temporaire comme celui des papilles stigmatiques.

Si ce rapprochement se révélait fondé, il n'y aurait pas lieu de s'étonner que le parenchyme en cause ait pu favoriser la chalazogamie. Le rapprochement serait aussi dans ce cas d'ordre fonctionnel. Ce serait une sorte de tissu de conduction pour les tubes polliniques comme on en trouve dans beaucoup de fleurs.

D'autre part, l'existence de ce parenchyme mou, qui ne se sclérifie pas au cours du développement du fruit, comporte la conséquence que la noix ne peut être considérée comme une drupe au sens strict du terme.

Venons-en maintenant à l'interprétation de la fleur femelle. Elle a provoqué deux prises de position. Pour les uns, avec VAN TIEGHEM, la thèse classique des carpelles-sporophylles vaut ici comme ailleurs. Pour les autres (HAGERUP), aucun matériel n'est plus favorable à la démonstration de l'origine caulinaire de l'ovule.

Des principaux arguments mis en avant par les tenants de la première, existence de trois traces ovulaires non-fonctionnelles, inversion des faisceaux placentaires, il ne reste rien.

D'autre part, le nombre de quatre et le trajet singulier des faisceaux placentaires, la disposition récurrente des faisceaux ovulaires sont autant d'obstacles pour la seconde. Ce n'est pas une stèle qui aboutit au funicule, mais deux cordons, lesquels se raccordent très haut aux faisceaux placentaires qui poursuivent leur chemin bien au delà : on s'explique mal que les placentaires s'ils sont « axiles » ne se terminent pas directement dans le tégument.

On pourrait cependant s'arranger pour appliquer les théories : dans le premier cas il suffirait de poser l'autonomie des placentaires par rapport aux carpelles — ce qui expliquerait la non-inversion de ceux-là. Mais dans le cas de *Juglans* rien ne justifie cette conception qui ne résout pas davantage le problème résultant du fait que l'ovule unique repose sur deux paires de faisceaux appartenant chacune à un carpelle différent.

Dans le deuxième cas on peut poser que les faisceaux placentaires fusionnent avec les faisceaux carpellaires marginaux (les placentaires de VAN TIEGHEM) — ce qui pourrait entraîner leur orientation stélique — jusqu'au niveau élevé où ils se séparent en faisceaux ovulaires et faisceaux carpellaires vrais. La faiblesse des raisonnements, d'après schémas, c'est qu'on peut toujours modifier à volonté le schéma théorique pour obtenir sa coïncidence avec le réel.

L'ontogénétique permet-elle de trancher la question ? C'est en arguant notamment de la persistance d'un apex méristématique en forme de dôme ou de mamelon que HAGERUP a soutenu sa théorie. Et il faut bien reconnaître que l'iconographie donnée par cet auteur, à

Source : MNHN, Paris

propos des Myricacées comme des Juglandacées, ne manque pas de force convaincante. SHUHART, puis LANGDON ont de leur côté fait état de ce fait au sujet de *Carya* et leurs conclusions penchent vers une interprétation identique à celle de HAGERUP. NAST, si éloignée qu'elle soit de ces derniers auteurs, reconnaît là, pour sa thèse, une difficulté. La même question s'est posée à quantité d'auteurs dans l'étude de la morphogenèse florale. Elle est étroitement liée au problème de la position, terminale ou non, des carpelles quand ceux-ci sont uniques. Problème autour duquel ont lieu encore les plus vives controverses et où se sont illustrés, peut-on dire, les grands ontogénétistes modernes THOMPSON, GRÉGOIRE, NEWMAN...

Chez les Juglandacées il y a deux carpelles : pour les uns le *mamelon central* est *l'apex de la tige*, pour les autres il peut représenter une protubérance ovulaire *précoce* ou un placenta, mais *d'origine carpellaire, les carpelles étant des sporophylles.*

Dans la première hypothèse seul le mamelon central et son socle parenchymateux représentent la tige, ou bien encore celle-ci comprend en plus de ces parties, les cloisons. La nature foliaire des parois carpellaires n'est à aucun moment contestée. En conséquence l'ovule est seul terminal et caulinaire, les carpelles latéraux et foliaires.

Dans le second cas l'ovule est appendiculaire — puisqu'il se forme sur des carpelles foliaires — et les carpelles forment un ensemble concrescent terminal. Mais alors une alternative se pose : ou bien ceux-ci, quoique terminaux, restent indépendants et conservent leur nature foliaire et dans ce cas il devrait être possible de délimiter tige et carpelles ; ou bien la tige se transforme purement et simplement en carpelles foliaires, sans qu'il soit possible de départager des natures différentes, caulinaire et foliaire. Cette dernière vue qui a toute notre faveur nous achemine vers une conception unitaire de la pousse florale. Mais les auteurs ne l'ont pas retenue : ils ont tous posé le problème en termes de tige et de feuilles, et en tant que ces termes désignent des natures ayant valeur d'essences. La preuve n'a pas été faite que les cloisons représentent la partie ventrale des carpelles. Rien n'indique que nous ayons affaire à un repliement quelconque de feuille. D'emblée le gynécée se construit par une distribution précise et appropriée des méristèmes d'où résulte l'édification des sinus qui tiennent lieu de cavité ovarienne.

L'ontogénétique nous fait faire un pas décisif et, en un sens, nous montre les torts des uns et des autres dont l'esprit procède finalement d'un même principe, celui de postuler au départ la dualité tige-feuille. Posé en ces termes, nous le verrons, le problème théorique de la fleur ne peut recevoir de solution satisfaisante.

Source : MNHN, Paris

§ 2. — Genre *Carya* Nutt.

Appareil reproducteur.

Si l'on exclut du genre *Carya*, à l'encontre de certains auteurs (Dode, W. Y. Chun, Hjelmqvist, Manning) la plante dont nous définissons plus loin le statut, et qui devra s'appeler *Annamocarya sinensis* (Dode), le type d'inflorescence des Carya se signale par son uniformité et, au sein des Juglandacées, par sa singularité. *Les chatons femelles sont solitaires, terminaux, pauciflores et plus ou moins érigés.* Les inflorescences mâles se développent ordinairement *à l'aisselle d'écailles à la base des pousses de la nouvelle année*, et se composent de trois chatons, les deux latéraux étant généralement soustendus par des bractées persistantes. Mais si les travaux de Woodroof (1924-30) sont exacts, il faut cependant admettre que, chez le Pacanier, *Carya illinoensis* (Wang.) K. Koch, les chatons mâles, comme chez le Noyer, sont portés par des pousses d'une année : les chatons mâles qui se différencient au moment de la formation de l'inflorescence femelle ne sont mûrs qu'au printemps suivant. Cette question, qui serait d'ailleurs à réétudier, ayant été exposée dans un travail antérieur (J. F. Leroy, Le Pacanier, 1951), ne sera pas reprise ici.

La simplicité de la fleur femelle ne fait qu'accroître les difficultés d'interprétation. C'est, si l'on veut, une fleur de *Juglans* ne comportant qu'un seul cycle de lobes à son sommet, généralement au nombre de quatre. Que représente ce cycle ? Les sépales ou l'involucre ? Là encore la réponse varie avec les auteurs. Pour beaucoup d'entre eux ce serait un involucre augmenté d'un sépale postérieur, les autres sépales ayant avorté. Cette solution paraît à bien des égards fort vraisemblable. Les deux stigmates médians sont entièrement recouverts de papilles stigmatiques et émergent, séparés dès la base, d'un disque stigmatique papilleux interprété par Manning comme représentant les sépales.

Plus simples encore que chez *Juglans* les fleurs mâles sont de même des sortes de spatules portant souvent trois lobes (B, 2b) sur leurs bords, avec parfois un ou deux lobes surnuméraires (sépales ?). Le nombre d'étamines, beaucoup plus réduit, ne dépasse jamais 10 et varie, d'après Manning, entre 3 et 7 ; elles sont à anthère sessile généralement pubescente. Pas de pistillode.

Fruit adulte.

Extérieurement la coque de la noix des *Carya* ressemble étrangement à celle des *Juglans*, sauf chez certaines espèces comme le Pacanier où la forme est assez particulière. La comparaison des fruits chez *Juglans* et *Carya* étant reprise dans notre chapitre IV sur la

Source : MNHN, Paris

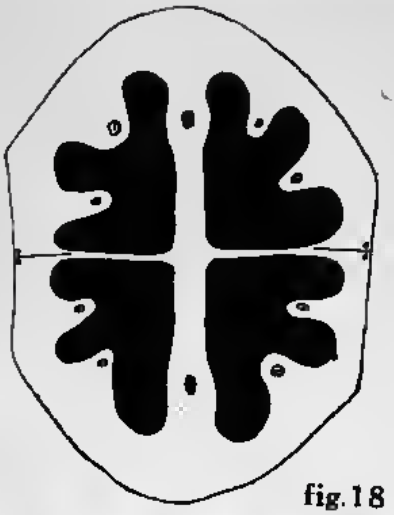


fig. 18

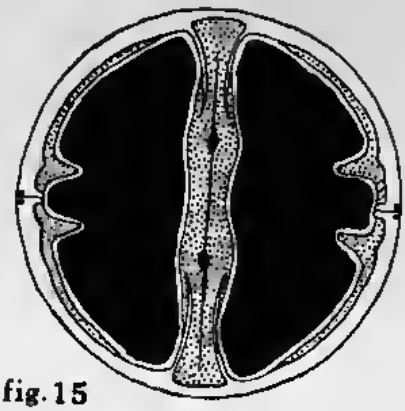


fig. 15

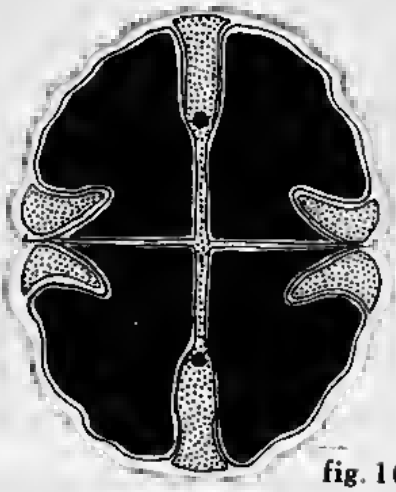


fig. 16

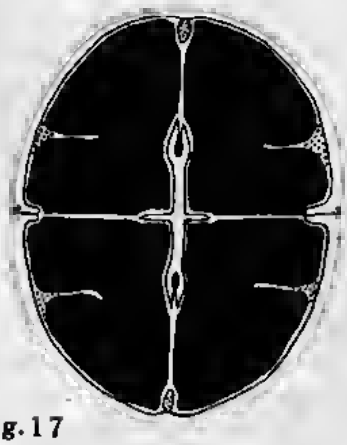


fig. 17

FIG. 15 à 18. — Sections transversales schématiques de coques de noix chez *Carya* ; 15, *C. illinoensis* (Wang.) K. KOCH : les côtes suturales et la cloison sont constituées d'un parenchyme rouge, dur, représentant un système lacuneux plein. Cette coupe montre que le circuit lacuneux est interrompu au voisinage de la cloison, mais les communications existent à la base et à l'apex du fruit. 16, *C. aquatica* (Michx. f.) Loud. les aires pointillées figurent ici de vraies lacunes avec un parenchyme mou et partiel ; le circuit lacuneux est établi par la base et par le sommet. 17, *C. cordiformis* (Wang.) K. Koch (de même structure que *C. Palmeri* Manning) : la cloison secondaire et certaines parties de la cloison primaire sont de nature membraneaire ; les côtes ou plis suturaux sont éloignés des sutures. Ces trois fruits sont du même type structural, essentiellement lacuneux, celui de la section *Apocarya*. 18, *C. laciniosa* (Michx. f.) Lou. : coque très épaisse, non lacuneuse : type de la section *Eucarya*.

Dans toutes ces figures les deux gros points noirs de la cloison primaire représentent les cordons placentaires et permettent de voir l'écartement placentaire ; les faisceaux suturaux doubles ont été indiqués par 2 petits points noirs ; en pointillé les lacunes, en noir les loges ; le liseré blanc à la périphérie des loges en dedans représente le tissu de remplissage pressé contre la coque en blanc.

Source : MNHN, Paris

Paléontologie nous nous bornerons ici principalement aux quelques indications qui n'y ont pas trouvé place.

Prenons le Pacanier, *C. illinoensis* (sect. *Apocarya* C. DC) (fig. 15). La noix, brou enlevé, est très oblongue, *sans bourrelet sutural* pourvue à la base d'une petite cicatrice en relief que nous appellerons *plexus basal*. Plexus allongé suivant les lignes de suture. *Coque sublisse* avec réseau d'empreintes vasculaires peu marquées ; nettement *quadrangulaire* dans sa moitié supérieure, et cela en correspondance avec le brou *quadrivalvaire*. Les deux valves de la coque — nous appelons valves ici, comme chez *Juglans* les deux moitiés longitudinales de la coque que sépare le plan sutural — sont *antéro-postérieures*. Les quatre valves du brou sont disposées en croix, deux antéro-postérieures, deux transverses. Les quatre arêtes de la coque coïncidant avec les quatre lignes de déhiscence du brou se situent donc dans les plans diagonaux par rapport aux plans médian et latéral. La déhiscence du brou se fait suivant les quatre lignes suturales et suivant la surface de la coque, régions constituées de minces couches de parenchyme qui ne se sclérifient pas. A maturité la coque se dégage du brou ouvert, emportant avec elle une petite plage de tissu basal quelque peu durci, le *plexus*, contenant de nombreux faisceaux vasculaires. A la déhiscence, en effet, c'est autour de ce plexus que se fait la rupture des faisceaux du réseau vasculaire contigu à la coque (mais solidaire du brou) immergé dans une mince lame de parenchyme. Dans certaines espèces, *plus proches à cet égard de Juglans*, la déhiscence n'est que partielle et ne touche que la partie supérieure du brou. Chez certaines variétés de Pacanier le brou est d'épaisseur uniforme, chez d'autres les lignes de déhiscence du brou se relèvent en bourrelets. Parfois aussi, et cela chez toutes les espèces, on peut voir accidentellement cinq valves former le brou, la coque présentant alors cinq arêtes. Ce cas est celui de l'exemplaire de *C. laciniosa* (Michx.) Loud. représenté ici (fig. 22).

Les stigmates, médians, sont généralement *marcescents* sur la coque, fait inconnu chez *Juglans*.

Les faisceaux dorsaux de VAN TIEGHEM, observés chez *Juglans* le long et à l'extérieur des lignes de suture ne sont pas, ici, visibles du dehors.

Intérieurement (fig. 15) la noix du Pacanier offre une cloison primaire antéro-postéricure, donc dans le plan des stigmates que l'on qualifie pour cette raison de *commissuraux*. Stigmates médians donc comme chez *Juglans*, mais *carpelles transverses*. *Pas de cloison secondaire* : c'est là une exception d'importance dans le genre. *Pas de lacunes*. La graine en se développant remplit la loge et presse contre les parois un abondant parenchyme interne.

Quoiqu'il n'y ait pas de lacunes, à proprement parler, chez le Pacanier, on peut cependant considérer la noix de cette espèce comme *essentiellement lacuneuse*. Si l'on veut bien nous permettre un paradoxe apparent nous dirons que *les lacunes y sont pleines* d'un parenchyme rouge, dur, occupant notamment la cloison et les côtes

Source : MNHN, Paris

suturales et formant un système continu ou subcontinu. Il y a même un vide réel, au niveau de jonction des côtes suturales et de la cloison, causé par la rupture du parenchyme représentant la lacune apicale et à la suite de l'étirement dû à la croissance. Il y a lieu, d'après ce que nous observons chez le Pacanier, de distinguer des lacunes ordinaires et des *lacunes pleines*. La sclérification qui aboutit à constituer la coque osseuse ne touche que partiellement la cloison (fig. 15).

On a cru jusqu'à présent que *C. aquatica* (Michx f.) Loud. (fig. 16) était la seule espèce vivante du genre possédant des lacunes : erreur grave. Les espèces comme *C. cordiformis* (Wang.) K. Koch (fig. 17) et *C. Palmeri* Manning dont les fruits sont presque identiques, doivent être classées comme à *noix lacuneuses*. Les quatre espèces de la section *Apocarya : C. illinoensis, C. aquatica, C. cordiformis* et *C. Palmeri* ont un fruit de même type structural essentiellement lacuneux (fig. 15-17). La conception fausse jusqu'alors admise repose, pour une large part, sur une étude insuffisante de la noix du Pacanier.

Il en est tout autrement dans la section *Eucarya* C. DC. La sclérification y est très importante et *les coques de noix n'y sont pas lacuneuses*. Type : *C. taciniosa* (Michx f.) Loud. (fig. 18) où la coque atteint une épaisseur considérable et où seuls subsistent quelques petits points lacuneux dans les côtés suturales et intermédiaires.

Les espèces asiatiques. — Un paragraphe spécial doit être consacré à ces espèces qui sont au nombre de trois : *C. cathayensis* Sargent, *C. tonkinensis* Lecomte, *C. Poilanei* (A. Chev.) J. F. Leroy (fig. 19, 20, 21). L'herbier du Muséum de Paris recèle un matériel rare mais complet de l'espèce de Lecomte. Par contre, on ne connaît pas encore les fleurs des deux autres espèces. On peut d'ailleurs les distinguer d'après les seules coques de noix. C'est chez *C. Poilanei* que les divergences par rapport aux autres sont les plus notables. D'abord décrite par A. Chevalier sous le nom de *Juglans Poilanei*, cette plante offre des caractères singuliers qui pouvaient en effet induire en erreur, notamment la présence de lacunes dans la coque. Ce caractère lacuneux ne se retrouve, *sous cette forme*, chez aucune espèce vivante. C'est cependant un indiscutable *Carya* : coque sublisse, finement *striée-réticulée*, faiblement *quadrangulaire*, à sutures des valves de la coque *sans bourrelet, à traces suturales* (1) et cordons placentaires de type *Carya ; moelle solide* dans la tige ; vascularisation du pétiole de type *Carya ;* aspect général, épaisseur du brou, *plexus basal* rappellent de près les autres *Carya* asiatiques. La coque y est épaisse par rapport aux deux autres espèces. Une section transversale (fig. 21, A) de la noix fait apparaître des lacunes nettes et constantes à l'intérieur des quatre côtes suturales en *voûtes atténuées*. La loge que remplit la graine est assez réduite. Ordinairement aucune lacune ne se voit en coupe longitudinale suivant le plan de la cloison secondaire (fig. 21, B). Par contre on observe deux lacunes en section longitudinale suivant

(1) Terme commenté au paragraphe suivant.

Source : MNHN, Paris

la cloison primaire (fig. 21, C), situées vers le sommet de la noix et représentant l'aboutissement des lacunes suturales dans la lacune apicale.

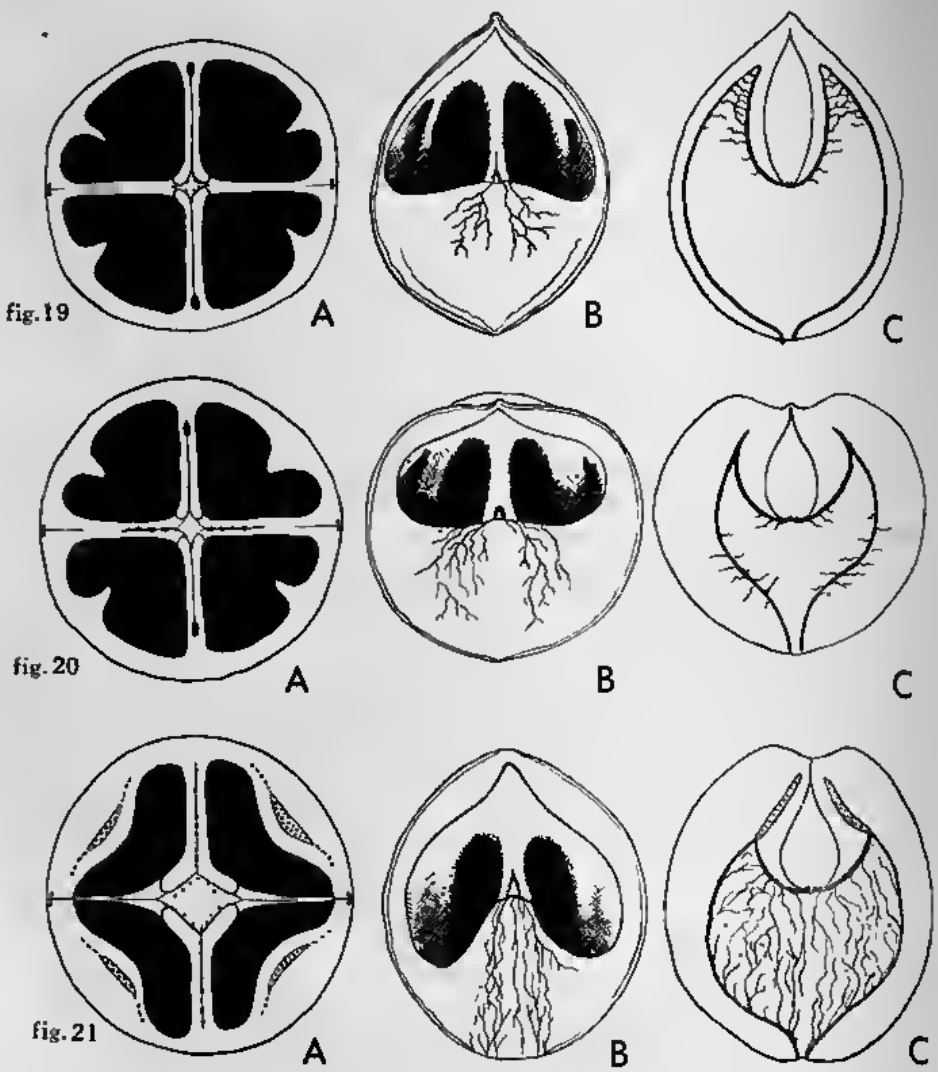


FIG. 19 à 21. — Sections schématiques de coques de noix chez les *Carya* asiatiques : A, transversale ; B et C, longitudinales dans les plans de la cloison secondaire et de la cloison primaire. Les sections A sont à échelle relativement plus grande que B et C. 21, *C. Poilanei* (A. Chev.) J. F. Ler. On voit que les cordons placentaires aboutissent à des lacunes apicales communiquant elles-mêmes avec des lacunes suturales. On voit anssi que les irradiations vasculaires septales forment un réseau dans la cloison primaire, et anssi dans la cloison secondaire. 20, *C. tonkinensis* Lecomte. 19, *C. cathayensis* Sarg. Ces deux dernières espèces ne sont pas lacnnenses. Les irradiations de la cloison primaire y sont moins développées, mais elles existent aussi dans la cloison secondaire.

Les aires noires représentent les loges. Remarquer en B les faisceaux sutnraux qui vont de la base an sommet.

Source : MNHN, Paris

Les deux autres espèces sont essentiellement *non-lacuneuses* et à *côtes suturales du type Carya* (arêtes vives). Nous retiendrons de *C. Poilanei* deux caractères : *la voussure des côtes suturales* et la présence dans les côtes de *lacunes*. C'est là une singulière nouveauté dans le genre, *parmi les espèces vivantes*.

Traces suturales. — Séparons en deux, suivant les sutures, une coque de noix chez le Pacanier ou chez tout autre espèce : on voit que les faisceaux dorsaux non visibles extérieurement existent comme chez *Juglans* le long des sutures, mais ils sont ici légèrement enfoncés dans le parenchyme sutural de la coque. Leur trajet que l'on peut suivre sur chaque valve monte en zig-zaguant de la base au sommet, à proximité du bord externe de la coque. *Les sufaces d'adhérence* des deux valves portent toujours, chez tous les *Carya*, des *traces suturales subpériphériques* (fig. 19, 20, 21, A et B) ; c'est un *caractère de valeur générique* qui a été signalé par certains auteurs (SHUHART, REID et CHANOLER ?...) mais dont l'importance ou la signification a échappé.

STRUCTURE VASCULAIRE DE LA FLEUR ♀ ET DU FRUIT.

Une coupe transversale dans une fleur de Pacanier montre que deux anneaux complets de faisceaux existent dans le manchon de tissu qui constituera le brou du fruit : l'un externe et orienté normalement, phloème périphérique et xylème vers l'intérieur ; l'autre interne en contact avec la paroi ovarienne (appelée à se sclérifier ultérieurement en coque) et à faisceaux inversés, xylème périphérique et phloème tourné vers l'intérieur. L'anneau externe correspond à un cylindre vasculaire qui s'étend jusqu'au niveau où les faisceaux des lobes floraux émergent, et qui prolonge directement la stèle du pédicelle. Ce cylindre de faisceaux conducteurs s'infléchit au sommet vers l'intérieur (Pl. X, 27 ; fig. 22) puis descend pour former le deuxième cylindre, à faisceaux récurrents, contigu à la paroi ovarienne. Ce rebroussement de faisceaux a été nettement mis en évidence par SHUHART (1932).

Les faisceaux récurrents parvenus à la base de la fleur se rassemblent pour former le *plexus* sus-indiqué. Rassemblés dans le plexus ils s'infléchissent une nouvelle fois vers l'intérieur, puis vers le haut, formant en quelque sorte à ce niveau un troisième cylindre de faisceaux : ils ont alors repris leur orientation normale concentrique et *simulent* un « axe provisoire ». En fait ce sont deux demi-arcs de cercle se faisant face par leur concavité et disposés de part et d'autre du plan sutural, c'est-à-dire disposés dans le plan antéropostérieur. Très rapidement chaque demi-arc se referme plus ou moins sur lui-même et, continuant sa course verticale, forme dans la cloison primaire un cordon placentaire. Les deux cordons placentaires se rendent jusqu'au niveau de la lacune apicale.

Vers le niveau moyen de la fenêtre septale chaque cordon se

Source : MNHN, Paris

raccorde au funicule de l'ovule par des faisceaux récurrents descendants qui suivent de plus ou moins près les bords de la fenêtre. Au niveau du funicule où se fait la jonction des deux apports vasculaires, la stèle funiculaire à orientation normale est enfin constituée et les faisceaux irriguent le tégument de l'ovule orthotrope.

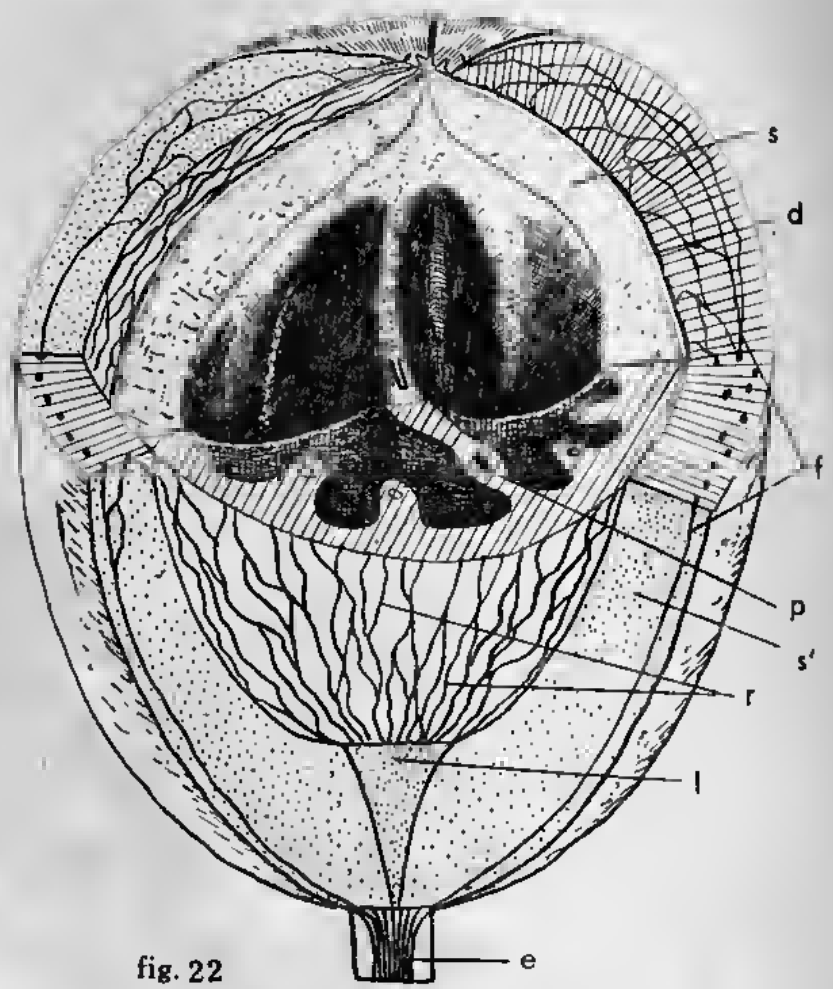


fig. 22

FIG. 22. — Fruit de *Carya laciniosa* (Michx f.) Loud. (= *C. sulcata* Nutt.). Le découpage dans le brou et la coque a été pratiqué de façon à montrer les principaux caractères. Il s'agit ici d'un fruit à brou 5-valvaire. Les parties pointillées du brou (s') indiquent les surfaces suturales naturelles, les parties hachurées du brou et de la coque correspondent à une coupe conventionnelle ; l, plexus basal ; r, réseau cupulaire récurrent ; d, faisceau sutural (dorsal) ; s, aire suturale de la coque ; p, faisceau placentaire ; c, stèle pédicellaire ; f, réseau externe ascendant du brou.

Le mode de placentation est exactement du type déjà vu chez *Juglans*, mais certaines variantes secondaires en modifient le détail : Les faisceaux suturaux émergent des deux demi-arcs de cercle

Source : MNHN, Paris

vasculaires à la base de la fleur et se rendent jusqu'aux styles, sans quitter le parenchyme sutural ; chacun est donc théoriquement constitué de deux apports vasculaires.

Les faisceaux des quatre lobes floraux émergent au niveau du bord vasculaire de la cupule.

Shuhart a, de plus, signalé l'existence de faisceaux stigmatiques médians émergeant du bord vasculaire interne de la cupule. Il faut insister sur le fait que ces faisceaux stigmatiques se situent dans le plan de la cloison primaire, l'un étant abaxial, l'autre adaxial (Pl. X, 27).

Les faisceaux placentaires chez le Pacanier et autres Carya. — L'exploration intérieure de la cloison et des côtes suturales nous a révélé des faits jusqu'alors inconnus, identiques à ceux trouvés chez *Juglans nigra*.

Les cordons placentaires n'ont, chez le Pacanier, qu'un écartement *relativement* étroit (fig. 23, A). Inclus dans un parenchyme assez dur ils montent presque jusqu'au sommet du fruit. Parvenus dans la lacune apicale ils se ramifient et s'éteignent à l'exception d'une branche qui emprunte le trajet de chaque côte suturale et descend parfois sur une distance considérable (fig. 23). On trouve ainsi quatre *fouets suturaux* dans la moitié supérieure du fruit. Comme chez *Juglans*, les cordons sont complexes et importants. Ils prolongent les multiples faisceaux récurrents qui tapissent la surface externe de la coque (fig. 22). Le long de leur trajet les cordons émettent de petites irradiations vasculaires souvent purement libériennes et qui sont peu visibles (fig. 23, A). Quoique les auteurs n'en aient pas fait état, ces ramifications comportent à notre sens une importance anatomique non négligeable et il n'est probablement pas d'espèces qui n'en présentent au moins quelques traces. Très discrètes chez le Pacanier, elles se manifestent nettement tout le long des cordons placentaires chez *C. taciniosa*. Chez les espèces asiatiques (fig. 19, 20, 21) c'est un des caractères anatomiques des cloisons les plus frappants. Chez *C. cathayensis* on note un réseau de connexions anastomosées dans la partie supérieure de la cloison entre les cordons placentaires ascendants et les cordons récurrents qui se rendent à l'ovule. Chez *C. Poilanei* ce même réseau occupe toute la cloison depuis la base. Ce qui est remarquable aussi c'est que même la cloison secondaire en est pourvue, dans les trois espèces asiatiques : les cordons récurrents parvenus au niveau d'insertion ovulaire forment, d'une part, la stèle funiculaire mais aussi se prolongent vers le bas en faisceaux ramifiés dans la cloison secondaire. Chez *C. Poilanei* on note même de nombreuses connexions du réseau de la paroi secondaire avec la vascularisation basale, si bien que le circuit vasculaire devient continu. Chez *C. cathayensis* certains petits faisceaux, partant de la base, peuvent irriguer sur quelque distance la paroi secondaire. C'est là un fait important car on n'a jamais soupçonné jusqu'à présent que la cloison secondaire pût être vascularisée.

Source : MNHN, Paris

Chez *C. Poilanei* le réseau de la cloison primaire est tellement développé que les cordons placentaires fortement affaiblis ne se distinguent guère, en *coupe transversale*, et on a une ligne de faisceaux dans la cloison, allant de l'axe à la périphérie (fig. 21, A).

Il faut voir peut-être dans le développement de ces réseaux une indication de ce que sera l'évolution ultérieure qui doit tendre à réaliser, suivant le plus court chemin, l'alimentation ovulaire.

Précisions sur l'orientation des cordons placentaires. — On n'a jamais précisé comme il convient l'orientation des faisceaux septaux chez les *Carya*. C'est d'ailleurs une observation difficile à faire d'après des sections de fleurs et nous avons opéré de préférence sur les fruits. Depuis la base jusqu'au niveau voisin de l'insertion ovulaire le cordon se compose essentiellement de deux faisceaux opposés par leurs trachées (fig. 23) et tournant leur phloème vers la loge. On note de temps en temps le départ de petites ramifications intraseptales.

A l'approche de l'insertion ovulaire certains petits faisceaux s'incurvent vers l'intérieur et se dirigent vers l'ovule. A ce niveau les deux faisceaux opposés par leurs trachées, qui formaient jusque-là une sorte de cordon de type plus ou moins stélique, s'écartent l'un de l'autre du côté de l'axe de la fleur : la pseudostèle est ouverte vers l'intérieur. Plus haut ce sont deux méristèles qui se font face par leurs trachées : cela représente le cordon ascendant et le cordon récurrent, lequel se rend à l'ovule. Plus haut encore c'est la ramification dans la lacune apicale. Donc des bouleversements anatomiques interviennent surtout dans la partie supérieure. Les faisceaux récurrents, comme les petits faisceaux ascendants des ramifications apicales, semblent résulter de plissements de la chaîne ascendante.

Discussion. — Cette-ci doit porter avant tout sur les travaux de Shuhart auxquels se rallie intégralement Miss Langdon d'après ses propres recherches sur *Carya glabra* (Mill.) Sweet (1939).

Shuhart, nous l'avons vu, incline de façon d'ailleurs nuancée, vers une interprétation axite de la placentation. Son argumentation relève de deux ordres de considérations, l'un ontogénétique, l'autre anatomique.

Quand on suit les premiers stades de développement des carpelles on observe que ceux-ci forment d'abord un bourrelet circulaire autour de la partie centrale retardée de l'axe. Celui-ci s'allonge indépendamment et quand les carpelles ont approximativement 1 mm de long, le point végétatif de l'axe a formé une colonne placentaire centrale. Shuhart a cru voir deux protubérances, sur deux côtés opposés de la colonne placentaire centrale et dans le plan intercarpellaire, croître vers les bords internes des carpelles et se fusionner avec eux. Bien entendu l'état libre de la colonne placentaire n'est observable que très peu de temps après son initiation. Aussitôt, l'initiation du nucelle et du tégument, jointe, suivant Shuhart, à la croissance des protubérances abaxiale et adaxiale cache plus au moins

Source : MNHN, Paris

la nature columnaire initiale du placenta. Cet argument a été utilisé

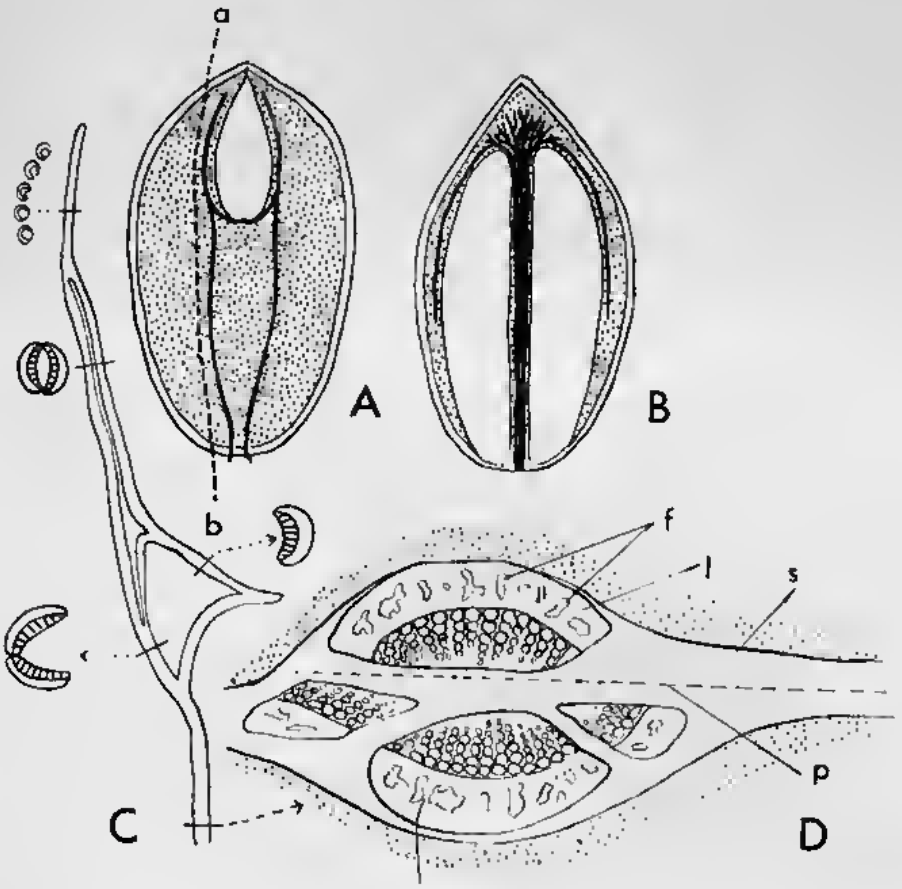


fig. 23

FIG. 23. — Les cordons placentaires dans la noix du Pacanier, *C. illinoensis*. A et B, sections longitudinales schématiques dans le plan de la cloison et dans le plan normal à ce dernier suivant la ligne ab, la partie gauche étant enlevée. Le système conducteur est d'un type identique à celui déjà observé chez *Juglans nigra* (fig. 11), les fouets suturaux descendant à l'intérieur d'un parenchyme rouge, dur, formant les côtes. L'écartement placentaire est étroit. C, partie supérieure d'un cordon placentaire avec quelques coupes à différents niveaux montrant la disposition des faisceaux, dans un fruit adulte. D, section d'un cordon placentaire tel qu'on peut le voir sur la plus grande partie de sa longueur depuis la base jusque vers le niveau supérieur indiqué en C. Les faisceaux qui émettent, au long de leur trajet, de petites ramifications, sont opposés xylème à xylème et non dos à dos. La ligne en tirets p indique le plan de la cloison : on voit que le phloème l contenant les fibres f est tourné vers les loges. La cloison est divisée en deux parties par une lame de cellules sclérenses s. De part et d'autre le parenchyme de la cloison a été représenté en pointillé.

par d'autres chercheurs et LANGDON en a fait état ultérieurement (1). Nous l'avons déjà examiné précédemment à propos de *Juglans*.

(1) Cf. p. .

Source : MNHN, Paris

Quant à la structure vasculaire des carpelles dont SHUHART se sert pour mettre en doute la dépendance carpellaire des faisceaux placentaires il ne semble pas qu'elle autorise, plus valablement qu'une autre, cette hypothèse. Si pour cet auteur qui accepte la nature foliaire des carpelles, les faisceaux dorsaux restent bien, comme chez *Juglans*, les faisceaux suturaux, par contre les faisceaux marginaux posent un problème. Sont-ce bien les faisceaux septaux (cordons placentaires) qui sont les marginaux ? S'ils sont axiles comme semble l'indiquer, d'après SHUHART, certains traits relevant du développement ontogénétique, alors ce sont peut-être les faisceaux stigmatiques médians (Pl. X, 27) qu'il faut considérer comme représentant les faisceaux marginaux des carpelles. Telle est la suggestion de SHUHART qui montre qu'il a senti les difficultés inhérentes à la position de VAN TIEGHEM.

Cette manière de voir contredit, sur ce point, celle de NICOLOFF qui est formelle : les « cloisons ont cru congénitalement avec les parois ovariennes, quoiqu'à la maturité elles aient l'apparence d'être venues s'appliquer fortement contre celles-ci ». Cette observation faite chez *Juglans* diverge aussi de celle de LANGDON qui rejoint sur ce point SHUHART. Pour LANGDON, nous l'avons vu, la cloison est de nature hétérogène. Mais NICOLOFF ne parle pas de cette phase initiale très courte où un petit mamelon central se détache sur le fond de la cavité ovarienne. Il ne décrit en somme que la phase seconde dont SHUHART dit qu'elle masque aussitôt la toute première forme.

Que valent donc les deux ordres de faits allégués par SHUHART ? Est-ce qu'il y a chez *Carya* quelque élément nouveau permettant de reprendre la discussion déjà engagée à propos de *Juglans* ?

Il y a sans doute plusieurs faits nouveaux dont deux fort importants : c'est d'abord *l'écartement placentaire* (fig. 19, 20, 21, 23) si considérable chez *Carya*. Chez *C. cathayensis* (fig. 19, A, C) les cordons placentaires, encore dans la cloison, sont cependant dans les régions commissurales, près de la paroi. Nous sommes loin du schéma d'HAGERUP représentant une stèle vasculaire aboutissant directement au tégument ovulaire (fig. 9).

Le deuxième fait c'est la présence de faisceaux stigmatiques dans le plan de la cloison primaire : ces faisceaux, tenant lieu de nervure médiane des stigmates, n'existent pas chez *Juglans*.

Ajoutons encore qu'en connexion avec ce fait les faisceaux dorsaux des sutures se divisent à la base des stigmates commissuraux en leurs deux parties dont chacune s'éteint dans un stigmate. Il nous faudra revenir sur ces faits.

Du point de vue histologique, nous admettons, avec NICOLOFF, que la cloison a cru congénitalement avec la paroi des carpelles. LANGDON même admet que les parties de la cloison contiguës aux parois ovariennes relèvent de ces parois. Cela est important car c'est dans la partie septale contiguë aux parois que se trouve, chez *C. cathayensis*, les cordons placentaires : la présomption est très forte en faveur de la nature pariétale des cordons placentaires.

Source : MNHN, Paris

Résumé et conclusions.

Pour abréger autant que possible notre travail, nous avons délibérément laissé de côté ici, un certain nombre de points examinés au sujet de *Juglans*, notamment le développement ontogénétique. Celui-ci, qui devra être fait un jour, ne nous aurait pas apporté, selon toute vraisemblance, d'éléments susceptibles de modifier profondément notre façon de voir.

L'anatomie comparée des *Carya* ne pose pas de problème généraux qui ne soient explicables par ce que nous avons appris sur *Juglans*.

Il faut retenir surtout, du point de vue anatomique :

1°) le grand écartement placentaire et sa variation à l'intérieur de limites précises, et aussi, bien entendu, comme chez *Juglans*, la *localisation septale des placentas ;*

2°) l'existence chez certaines espèces de tout un réseau vasculaire, secondaire, dans la cloison primaire et même dans la cloison secondaire, naissant à partir des cordons placentaires et des cordons ovulaires ;

3°) l'existence de *traces suturales sub*périphériques ;

4°) *la nature anatomiquement cupulaire du brou*, composé d'un seul cylindre vasculaire ascendant et d'un cylindre concentrique à structure inversée, provenant du rebroussement du précédent.

5°) l'existence de *faisceaux stigmatiques médians dans le plan de la cloison primaire.* Les carpelles chez *Carya* se caractérisent, on le voit, par la présence de deux faisceaux dorsaux et de deux faisceaux commissuraux ;

6°) l'existence chez une espèce asiatique, *C. Poilanei*, de caractères typiques des *Juglans : lacunes des côtes suturales, voussure très atténuée de ces côtes.*

Du point de vue théorique, les positions de Shuhart (1932) et de Langdon (1939) favorables à l'origine caulinaire des placentas et de l'ovule ont été rappelées et discutées. Certaines conclusions ne pourront être dégagées qu'après l'étude du genre *Annamocarya*.

Du point de vue histologique et ontogénétique rien d'essentiel, semble-t-il, ne sépare *Carya* de *Juglans*. Il y a chez *Carya* comme chez *Juglans*, dans les premiers stades de développement de la fleur femelle, un mamelon méristématique central formant le plancher de la cavité ovarienne. La genèse des loges par formation de sinus étroits et de parenchyme de remplissage ne semble pas représenter de caractères très nouveaux.

Source : MNHN, Paris

§ 3. — Genre *Annamocarya* A. Chev.

(*A. sinensis* (Dode) J. F. Ler.) (1).

Généralités.

Avec cette curieuse plante de Chine méridionale et du Tonkin, nous tenons un matériel de choix pour l'investigation morphologique que nous poursuivons. Par certains de ses caractères, en effet, elle nous donne la clé d'une pénétration, inespérée et sûre, bien au delà de ce qui était alors connu.

C'est en 1941, et presque simultanément, que deux auteurs travaillant indépendamment, A. Chevalier en France, K. Z. Kuang en Chine révélèrent à la Science l'existence d'un genre nouveau nommé par le premier *Annamocarya*, par le second *Ramphocarya*. Chevalier étudiait alors les noyers d'Indochine quand, passant en revue les collections indéterminées de Poilane, il fut frappé par un certain nombre d'échantillons récoltés par celui-ci entre les années 29 et 38. Il crut d'abord qu'il s'agissait d'un noyer et il le baptisa *Juglans indochinensis*, mais l'examen de fruits en assez bon état accompagnant un numéro d'herbier le détrompa vite, et le binôme *Annamocarya indochinensis* fut proposé. Kuang ayant la bonne fortune de pouvoir disposer d'un matériel, sinon plus abondant du moins plus complet, récolté par C. W. Wang en 1940, dans le Yunnan, donnait la description de toutes les parties de la plante, y compris fleurs ♂ et ♀, et créait le binôme *Ramphocarya integrifoliolata*. Voici l'index bibliographique de ces deux travaux :

Chevalier A., *Rev. Bot. Appl.*, n° 241-2, *sept. oct. 1941.*
Kuang K. Z., *Ic. Fl. Sin.*, I, Kunming, Yunnan, 1 *Novembre 1941.*

Il nous fut donné à notre tour d'intervenir alors dans les recherches concernant ces plantes. Nous eûmes tôt fait, en comparant les descriptions et les dessins, d'établir la synonymie de ces deux genres. Et nous fîmes connaître, dans une note préliminaire, dès 1950, que dans ces conditions la priorité revenait à Chevalier.

---

(1) Dans une publication récente (1953) le paléobotaniste américain R. S. Scott considère avec raison que les documents connus de cette plante sont encore insuffisants pour statuer définitivement. En attendant il se range à l'avis de Hjelmqvist et Manning (1951) qui en font une section des *Carya*. La question de savoir s'il s'agit d'un genre distinct ou d'un sous-genre de *Carya* est à nos yeux sans importance théorique. Il y a là une question de convention sur laquelle il est pratiquement utile de se mettre d'accord. Mais fondamentalement je suis en total accord avec Hjelmqvist et Manning. Dès janvier 1951 j'ai précisé qu'*Annamocarya* faisait partie du phylum des *Carya*. Genre ou sous-genre ? Ce qui importe à nos yeux est de reconnaître la singularité de la plante et ses affinités. L'anatomie du bois et la morphologie du pollen renforcent la thèse *Carya*.

On peut de même discuter sur le statut du genre *Alfaroa* qui sera étudié plus loin. *Alfaroa* n'est certainement pas plus différent d'*Oreomunnea* qu'*Annamacarya* de *Carya* ; genre, sous-genre ? Là aussi la question se pose.

Source : MNHN, Paris

La question du statut taxonomique de cette plante n'en était pas cependant résolue pour autant.

Sur notre demande Sir. E. SALISBURY nous fit parvenir de Kew un specimen portant l'étiquette suivante : *Carya Tsiangii* Chun sp. nov., det. by W. Y. CHUN, Aug. 9, 1930. Cette plante, revue par HJELMQVIST (1948) avait été déterminée par cet auteur comme *Carya integrifoliolata* (Kuang) HJELMQVIST. Nous ne trouvâmes dans l'index de Kew aucune mention d'un *Carya Tsiangii*. Seul SHUN CHING LEE, dans sa Flore forestière de la Chine (1935) cite laconiquement, et sans référence, un *Carya Tsiangiana* Chun comme récemment découvert. Il s'agit, pensâmes-nous de *C. Tsiangii*. Et d'un *nomen nudum !* En tout cas nos recherches bibliographiques à cet égard restèrent vaines, comme celles de HJELMQVIST qui n'avait pas retenu l'épithète scientifique de Chun. Notre accord était total avec HJELMQVIST en ce qu'il considérait comme identiques *C. Tsiangii* et *Ramphocarya integrifoliolata*. Toutes ces plantes sont une seule et même chose.

Mais un problème se greffait encore à ce point et il nous fallut l'examiner. Le fait que *Carya Tsiangii* ait été récolté dans le Kouei Tchéou nous amena à reprendre l'ancienne question du *Carya sinensis* décrit par le dendrologiste français L. A. DODE, dès 1912.

On sait que cette découverte eut un certain retentissement à l'époque, puisqu'elle faisait connaître pour la première fois l'existence en Asie de ce genre Américain. On sait aussi que connue seulement par ses noix, la plante en question était toujours restée énigmatique. Le Professeur A. LECOMTE assura que c'était bien une *Juglandaceae*, mais les savants forestiers américains (SARGENT, REHDER) persistèrent à le contester, l'un d'eux allant jusqu'à suggérer qu'il pouvait s'agir d'une *Euphorbiaceae* (*Aleurites triloba* Forst).

Nous procédâmes à un examen des noix conservées dans la collection carpologique du Muséum et notre conviction fut vite établie : les noix décrites par DODE étaient identiques en tous points à cette d'*Annamocarya*. Nous proposâmes alors la nouvelle combinaison qui convenait, savoir : *A. sinensis* (Dode).

Il est à peu près certain que tous les specimens connus d'*Annamocarya* appartiennent à cette espèce.

Depuis la publication de notre note préliminaire, plusieurs études ont été consacrées à cette *Juglandaceae* nouvelle.

E. D. MERRILL (1948), traitant des genres fossiles supposés éteints mais retrouvés vivants par la suite, cite le cas de *Caryojuglans* = *Ramphocarya*, et la même année J. M. SCHOPF, dans un article sur le même sujet, accepte allégrement cette assimilation. Nous verrons ultérieurement (chapitre Paléontologie) ce qu'il faut penser du genre *Caryojuglans* Kirchheimer, qui n'est qu'un *Carya*. Nous rejetons catégoriquement la synonymie établie par MERRILL et admise par SCHOPF.

Le paléobotaniste allemand F. KIRCHHEIMER, auteur du genre *Caryojuglans*, rejette (avril 1951) aussi les vues de MERRILL sur son genre *Caryojuglans*.

MANNING et HJELMQVIST par leur mémoire intitulé « *Annamoca-*

Source : MNHN, Paris

rya, *Ramphocarya*, et *Carya sinensis* » (oct.-nov.-déc. 1951) nous apportent l'étude la plus importante sur la plante en cause. Pour ces auteurs, tous deux spécialistes de la morphologie des *Juglandaceae* depuis de longues années, *Annamocarya*, *Rainphocarya* et *Carya sinensis* sont synonymes.

Voilà donc confirmés, définitivement, les résultats auxquels nous sommes parvenu dès 1950. Mais MANNING et HJELMQVIST considèrent qu'il ne s'agit nullement d'un genre nouveau, mais simplement d'une section distincte à l'intérieur du genre *Carya*. Ils nomment alors la plante *Carya sinensis* Dode (Section *Ramphocarya* Manning et Hjelmqvist). Ce litige sur la valeur du genre, étroitement lié à l'étude des caractères de la plante, fera l'objet d'une discussion ultérieure.

Pour H. H. HU (1952) *Ramphocarya* serait synonyme de *Juglandicarya*, genre créé par REID et CHANDLER en 1933, d'après quelques fruits de l'Eocène inférieur du bassin de Londres. Cette assimilation, de la même veine que celle de MERRILL, ne peut tenir davantage, et justice en sera faite plus loin (chapitre de Paléontologie). Selon nous *Juglandicarya*, comme *Caryojuglans*, serait un *Carya* du moins certaines espèces.

Voici, selon nous, le statut actuel de cette plante :

Annamocarya Chev. (*Rev. Bot. Appl.*, 21, 1941, p. 477-509).
= *Ramphocarya* Kuang (*Ic. Fl. Sin.* I, 1 November, KUNMING, 1941).
= *Caryojuglans* Kirchh. (MERRILL, *Science*, 1948, p. 140-1 ; SCHOPF, idem, 1948, p. 344-5 ; JUST, 1949 ; LANJOUW, 1950, etc.).
= *Juglandicarya* Reid et Chandler (H. H. HU, The Palaeobot., I, LUCKNOW, 1952, p. 263-5).
= *Carya* Nutt. (DODE, *Bull. Soc. Dend. France*, 1912, p. 58-61 ; HJELMQVIST, *Bot. Not.* Suppl. 2, 1, 1948 ; MANNING et HJELMQVIST *Bot. Not.*, 4, 1951, p. 319-30).
= *Juglans* L. (CHEVALIER, *Rev. Bot. Appl.*, 1941).

A. sinensis (Dode) J. F., Lér. (*Rev. Int. Bot. Appl.*, 30, 1950, p. 425-8).
= *Carya sinensis* Dode (1912).
= *C. Tsiangii* Chun = *C. Tsiangiana* Chun (nom. nud.) (1935).
= *Juglans indochinensis* A. Chev. (1941) = *Annamocarya indochinensis* A. Chev. (1941).
= *Ramphocarya integrifoliolata* Kuang (1941).
= *Carya integrifoliolata* (Kuang) Hjelmqvist (1948).
= *Caryojuglans integrifoliolata* (Kuang) Merrill (1948).
= *Juglandicarya integrifoliolata* H. H. HU (1952).

Diagnoses générique et spécifique de KUANG. — Nous pensons qu'il est utile de reproduire *in extenso* la publication (1 page) de KUANG qui nous a été aimablement prêtée par Sir E. SALISBURY, car elle semble introuvable en France. Nous y joignons la planche (Pl. XI, 29) qui l'accompagne dans le texte de KUANG. L'intérêt principal de cette diagnose réside dans le fait que les inflorescences ♂ et ♀ y sont décrites.

Source : MNHN, Paris

Rhamphocarya Kuang, genus novum, inter Caryam et Juglandum medium ; ab illa foliolis integribus, staminibus saepe 15, et exocarpio crassissimo, apice longe rostrato, persistenti, ab hac amenta mascula 5-(8) fasciculata, et exocarpio crassissimo, 4-6 valvato, persistenti ; ab utroque ramuli medulla exesa, endocarpio intus nitidoque, nucis apice longe rostrato, et basi lineari-cicatricusa differt.

Flores monoici unisexuales. Inflorescentiae femineae, apicatae, terminales, pauciflorae. Flores feminei involucrati, sessiles involucro 4-6 secto, ovario includenti ; ovarium uniloculare ; stigmata breviter biloba. Amentae masculae pedunculatae in pedunculi communis apice 5-8) fasciculatae ; pedunculi communes in ramulo novella axillares, saepe binati. Flores masculi bracteati ; bracteae trilobae (bractea 1 et bractcolae 2), staminibus saepe 15, filamenta brevi, antheris ovalibus. Fructus maturus exocarpio 4-6 valvato sed ad basin connato, persistenti, nucem includenti, valvae lignosae, crassissimae dorsale ad medium saepe prominenter maximeque 1-costatae (rarius 2-costatae), apice longe rostratae rostris triangularibus. Nux pyriformis lateraliter compressa, apice longe rostrata, basi convexa, prominenter lineari-cicatricosa, endocarpio lapilloso, extra reticulato, levissime rugoso, intus laevi nitidoque ; cotyledones breviter bilobatae - - - - Arbor grandia ; folia imparipinnata ; foliola integra ; ramuli medulla exesa, gemmae nudae.

Species unica in provincia Yunnan (parte austro-orientali) in regione subtropica, in silvis mixtis montanis incola.

Rhamphocarya integrifoliolata Kuang sp. n.

Arbor circiter 10-metralis, trunco circa 60 cm diametro ; partes juveniles puberulae squamulosaeque ; ramuli novelli angulati ; annotini hornotinique obscure angulati, brunneo-purpurci, vel purpurci, glabri luteo-brunneo-lanticellati. Gemmae nudae. Folia imparipinnata, saepe 7-9 foliolata, petiolo incluso 30-40 cm longa ; petioli 5-7 cm longi, ad basin turgidi, triangulati, sulcatique, luteo-brunneo-lenticellati, glabri ; raches teretes, lenticellati glabrae. Foliola integra, breviter petiolulata, petiolulo 5-10 mm longo, in statu sicco subcoriacea margine leviter undullata, supra nitidula, infra glabra, costa media nervisque prominentibus ; terminales, obovato-oblanceolata, basi cuneata, apice acuminata, 12-15 cm longa et 4-6 cm tata, nervis lateralibus utrinque 17-20 ; lateralia opposita, superioraque majora, oblongo-oblanceolata, apice acuminata, basin versus oblique subcuneata, vel acuta, vel obtusa 12-15 cm longa, 4-5 cm lata ; inferiora minora, ovata, acuta, basi oblique rotundata, 6-9 cm longa, 3-3,5 cm lata. Spica feminea brevis, 3-5 flora ; flores feminei sessiles, puberuli, ovates, c. 2-2-5 mm longi. Amentae masculae pendulae, 13-15 cm longae ; pedunculi communes lenticellati, teretes vel ad apicem angulati, 3-6 cm longi ; flores masculi breviter pedicellati, vel subsessiles, puberuli ; antherae ovales, 1,2-1,5 mm longae ; filaments brevis. Fructus pyriformis 6-8 cm diametro, maturissimus exocarpio 4-6 valvato ; valvae lignosae 5-9 mm, crassae, dorsale brunneo-nigrae, dense luteo-brunneo-lenticellatae. Nux pyriformis lateraliter compressa, rostro incluso 6-8 cm longa, 4-5 cm diametro, apice longe rostrata, minime 6-8 costata, basi convexa, lineari-cicatricusa cicatricula 1,5-1,7 cm longa et 2-2,5 mm lata, endocarpio lapilloso, 1,5-2 mm crasso, extra reticulato, levissime rugoso, intus laevi nitidoque.

Valeur du genre Annamocarya. — Dans leur ensemble les auteurs (Chevalier, Kuang, Hjelmqvist, Hu, etc...) s'accordent pour reconnaître à cette plante des caractères quelque peu intermédiaires entre *Ju-*

Source : MNHN, Paris

ylans et *Carya*. S'ils n'avaient explicitement formulé ce jugement, le fait qu'elle ait été nommée par les uns *Carya* (DODE, CHUN, MANNING et HJELMQVIST), par un autre *Juglans* (CHEVALIER), par d'autres encore *Caryojuglans* et *Juglandicarya*, suffirait à donner une indication très expressive de la véritable nature de l'arbre en cause. CHEVALIER et KUANG ont d'ailleurs mis l'accent sur ce point dans leur description princeps.

Nous allons donc confronter les caractères des *Carya*, *Juglans* et *Annamocarya*. Nous pourrions ajouter aussi des *Caryojuglans* et des *Juglandicarya*, mais cela sera traité dans la partie paléontologique. Aussi bien, rappelons-le, ces derniers étant ici considérés comme des *Carya*, ce qui est dit des *Carya* s'applique à eux *ipso facto*. Il faut tout de suite écarter *Juglans* que tous les auteurs considèrent comme nettement distinct, quoique étroitement apparenté. Le véritable débat porte sur l'option *Carya-Annamocarya* : *Carya* ou genre nouveau ? D'un côté : DODE, CHUN, MANNING et HJELMQVIST ; de l'autre côté : CHEVALIER, KUANG, MERRILL et HU.

Ajoutons que le savant palynologiste ERDTMAN (*in litt.*, 1952) nous a envoyé la diagnose pollinique d'un échantillon d'Indochine (Pételot 6376) qu'il nomme sur la base du seul pollen, *Carya sinensis* Dode. C'est typiquement, en effet, un pollen de *Carya*.

Nous allons passer en revue les caractères différentiels essentiels :

— *Ecailles des bourgeons :* 15-17, imbriquées. Ce nombre semble plus élevé que chez les *Carya* asiatiques.

— Folioles entières. Tous les *Carya* sont à folioles dentées.

— *Moelle des rameaux solide, mais pouvant être entièrement résorbée* (fig. 44) (rameaux creux). La moelle solide ne fait jamais défaut chez *Carya*.

— *Inflorescences ♂ à la base de pousses nouvelles et à l'aisselle de feuilles.* Ce caractère s'explique par la biologie d'*Annamocarya*, plante tropicale à *feuilles persistantes* et à contreforts parfois puissants. Très généralement, chez *Carya*, les chatons sont aussi à la base de pousses nouvelles, mais à l'aiselle d'écailles pérulaires : chez *Juglans* ils sont portés par le bois de l'année précédente et naissent à l'aiselle de cicatrices foliaires. Il serait intéressant de savoir comment ce caractère se présente chez *Carya Poilanei*, espèce tropicale à feuilles persistantes. Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on trouve chez *Carya* des chatons ♂ à l'aisselle de feuilles.

— Chatons ♂ par fascicules de 5 (-8). Chez *Carya* ce nombre n'est généralement jamais atteint, les chatons ♂ étant normalement groupés par trois. De plus, chez *Annamocarya sinensis*, il ne semble pas qu'il y ait de bractées à la base des chatons ; souvent deux inflorescences se groupent dans la même aisselle. On observe parfois cela chez certains *Carya* mais alors l'inflorescence surnuméraire se trouve portée par une branche latérale très réduite (cf. MANNING, 1948).

— *Etamines sauvent au nambre de 15, ou moins, mais toujours*

Source : MNHN, Paris

plus de 5. Chez *Carya* le plus souvent 4, parfois davantage, mais toujours en deçà de 10. [Par contre chez *Juglans* le nombre en varie de 7 à 30 ou beaucoup plus (105 d'après MANNING, 1948)]. Anthères poilues comme chez *Carya*.

— Fleurs ♂ : 1 B ± 2 b ; pas de périanthe (d'après nos observations cette affirmation de KUANG paraît discutable). Fleurs ♀ *à cupule 4-6 lobée, peu adhérente ;* sans disque stigmatique et à *stigmates non-sessiles*. Chez *Carya*, normalement, cupule 4-lobée, adhérente jusqu'au sommet, avec disque stigmatique et stigmates sessiles.

— *Brou de la noix* épais et déhiscent, parfois ±, et seulement dans la partie supérieure, en *4-6 valves carénées* ; ± indéhiscent chez *Juglans*. Débiscent généralement en 4 valves non carénées chez *Carya*.

— Coque de taille gigantesque, *longuement rostrée* (d'où le nom de *Ramphocarya* choisi par KUANG ; cette particularité rappelle notamment certaines formes fossiles rostrées), sans bourrelet sutural externe, non lacuneuse (sauf accident). Aucun *Carya* n'est rostré.

— *Vascularisation* (étudiée ci-après) *de la fleur* ♀ *absolument singulière, non seulement par rapport à Carya et Juglans, mais au sein de la famille entière*. Ce caractère, qu'aucun auteur n'a jusqu'à présent observé, ajouté aux autres, ne peut manquer d'emporter la conviction qu'il s'agit bien d'un genre à part.

Si MANNING et HJELMQVIST, sans tenir compte de la vascularisation, et se référant simplement aux autres caractères, ont été amenés à créer la section *Ramphocarya*, c'est, pensons-nous, un argument fort en faveur de notre thèse. Certes, certains caractères, comme ceux du pollen et du bois qui n'ont pas été étudiés par MANNING et HJELMQVIST, sont nettement du type *Carya*. De même les traces suturales, non signalées encore, sont aussi du type *Carya*. Mais tout cela pèse beaucoup moins que la structure de la vascularisation placentaire. C'est à notre avis le *caractère déterminant*, dont la non existence nous aurait amené à nous ranger, sans doute possible, aux côtés de DODE, MANNING, HJELMQVIST.

FRUIT ADULTE.

Extérieurement (Pl. XI, 29 ; fig. 24, 25). — Libérée du brou c'est une *noix géante* de 6-7 cm de longueur (jusqu'à 8 cm d'après KUANG), ± 5 cm de largeur dans le plan de la cloison, ± 4,5 cm dans le plan sutural. Aucun autre fruit de la famille n'atteint de pareilles dimensions. Chez les beaux exemplaires du Kouei Tchéou étudiés par DODE *la surface de la coque porte un réseau d'empreintes* vasculaires parfaitement marquées. Chez ceux d'Indochine, celles-ci sont moins nettes. Chaque valve porte fréquemment trois arêtes assez bien saisissables dans la partie supérieure. *Aucun bourrelet externe* ne marque les sutures réduites à une fente discrète. Dans les fruits adultes le rostre peut être assez réduit : dans les spécimens du Kouei Tchéou c'est seulement une pointe relativement petite par rapport à la coque, assez

Source : MNHN, Paris

fig. 24

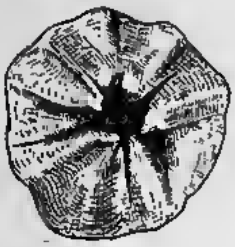


fig. 25

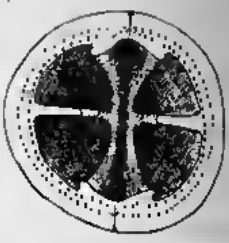


fig. 28

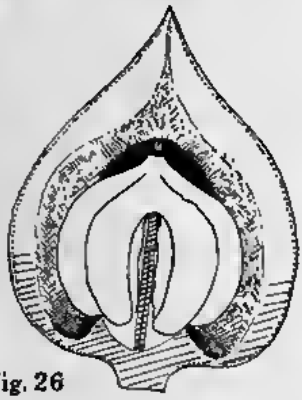


fig. 26

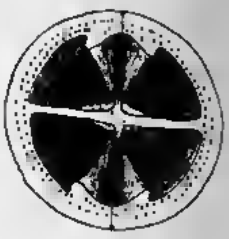


fig. 29

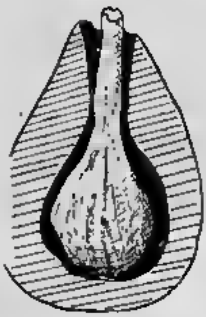


fig. 27

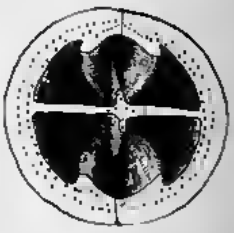


fig. 30

fig. 33

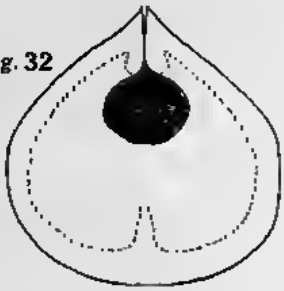


fig. 32

fig. 31

Fig. 24 à 33. — Fruit d'*Annamocarya sinensis* d'après les spécimens de Poilane. 24, aspect extérieur d'une noix pourvue du brou (1/3 grandeur naturelle). 25, la même noix vue dn dessus. 26, le brou a été enlevé ainsi qu'une valve de la coque ; les traces suturales ont été figurées en pointillé ; un cotylédon vu de face est profondément divisé dans sa partie médiane par la cloison primaire ; latéralement les côtes suturales de la coque s'y emboîtent dans nn profond sillon. 27, une jeune noix avec son brou ; noter la longueur étonnante du bec de la coque. 28, 29, noix sectionnées respectivement au-dessus de l'insertion de la graine et au-dessous et vues du dedans dans leur partie supérieure. 30, moitié inférieure de noix vue du dedans. Cette représentation de l'intérieur de la noix dans les figures 28, 29, 30 permet de déduire la forme de la graine dont les deux cotylédons sont à cheval sur la cloison primaire ; les lignes en pointillé de la paroi limitent des parties de celle-ci de différents degrés de dureté : une couche externe, épaisse et très dure, une couche interne, mince et de même dureté, une couche intermédiaire moins sclérifiée ; la ligne poin-

Source : MNHN, Paris

comprimée dans le plan sutural, et portant si fines arêtes correspondant aux lignes de déhiscence du brou, et alternant ± avec les côtes du brou. *Le plexus vasculaire basal est énorme* (fig. 34) ; il se présente sous la forme d'une sorte de bouclier, plus ou moins quadrangulaire, allongé dans le plan sutural et pouvant dans ce sens atteindre plus de 2 cm de long, mais ne dépassant guère, en largeur, 1,4 cm ; il est peu proéminent ; dans le plan sutural, aux deux extrémités de ce bouclier, la coque se déprime et forme deux profondes fossettes. La *cicatrice* que décrit et figure KUANG (pl. XI, 29), formée d'une double ligne, s'étend d'une fossette à l'autre. C'est par cette double ligne, ces deux fentes, que pénètrent les faisceaux à l'intérieur (fig. 43). A cet endroit la coque est très épaisse, et la cicatrice se trouve ainsi portée sur un promontoire surplombant les fossettes suturales (fig. 34).

Intérieurement. — *Une grande cloison* divise incomplètement la cavité ovarienne en deux loges qui communiquent par une fenêtre septale (fig. 32). Cette cloison montre axialement *deux ailes assez réduites* qui s'évasent basalement et représentent, dans le plan sutural, une ébauche de cloison secondaire. Cloison primaire de 1-3 mm d'épaisseur, s'épaississant notablement au niveau des ailes, de l'insertion ovulaire et des bords de la fenêtre septale. L'ovule s'insère en un endroit large de ± 1 cm. Epaisseur de la coque 4-6 mm ; *quatre côtes suturales* contiguës aux sutures et s'étendant de la base au sommet (fig. 28, 29, 30) ; nettement dessinées, mais peu importantes, n'occupant que très peu d'espace dans la loge. *Coque et côtes suturales non lacuneuses. Loge très spacieuse.* Fenêtre septale nettement au-dessus du milieu de la hauteur de la loge.

L'embryon épouse la forme intérieure de la noix. Il se présente comme une masse noire, légèrement bilobée à la base au niveau de la cloison secondaire (fig 33) et longitudinalement creusée de deux sillons où s'emboîtent les côtes internes. Chaque cotylédon, à cheval sur la cloison primaire, est profondément divisé par celle-ci (fig. 26). Une coupe dans l'embryon montre que subsiste, en son milieu, entre les replis, une grande cavité où l'on trouve parfois une mince membrane plus ou moins translucide, cassante : reste d'albumen. La surface de l'embryon est lisse comme la surface interne de la coque. Mais le fait le plus remarquable est représenté par le tégument.

Le *tégument* apparaît à l'état adulte comme complètement indépendant de l'embryon. Il tapisse l'intérieur de la coque, littéralement plaqué contre elle. On peut aisément enlever l'embryon, le tégument

---

tillée interne représente les réseaux vasculaires placentaires. 31, coupe schématique de la paroi d'une valve : la ligne pointillée représente le réseau placentaire. En hachuré partie de la coque moins sclérifiée. 32, schéma d'une coupe de noix suivant la cloison primaire. 33, graine exposée dans un plan normal à celui de la figure. 26, l'échancrure basale correspond à l'ébauche de cloison secondaire ; on voit dans la figure 26 un seul cotylédon, ici deux demi-cotylédons ; noter les 2 sillons correspondant sur 2 côtes suturales.

Source : MNHN, Paris

brun-sombre, parcouru par de gros faisceaux vasculaire rougeâtres, reste collé à la coque dont pratiquement il fait partie. Nous pouvons même nous demander si ce que KUANG dit de la surface intérieure de l'endocarpe « intus laevi nitidoque » ne désigne pas plutôt le tégument qui apparaît comme une membrane interne de l'endocarpe. En effet, d'une part, la description de cet auteur peut s'appliquer au tégument et, d'autre part, elle ne fait pas état de l'existence d'un tégument. Dans certains fruits le tégument s'observe seul en l'absence de tout embryon.

Ce que les auteurs appellent parfois endocarpe chez les Noyers et *Carya*, mais qui a reçu divers noms, notre parenchyme intraovarien, se retrouve ici sous forme d'un tissu (couleur chocolat) et de consistance spongieuse. Ce tissu, pressé contre la coque au cours du développement de l'embryon, se présente, dans un fruit mûr, comme une mince couche non vascularisée et sans aspérités.

Il n'y a à l'état normal aucune lacune dans la coque, ni dans les cloisons. Notons simplement que la sclérification ne touche pleinement que les parties externe et interne, lesquelles sont franchement osseuses. Sur une épaisseur de paroi de 4,5 mm par exemple, on distingue une couche osseuse externe de 2 mm, une couche moyenne plus spongieuse et moins dure de 1,5 mm, une couche interne osseuse de 1 mm. La cloison se compose seulement : 1°) du tissu spongieux dur prolongeant le tissu de la couche moyenne de la coque ; 2°) d'une lame externe osseuse représentant la couche interne de la coque. Les côtes suturales sont de même nature : tissu spongieux, dur à l'intérieur, lame osseuse autour. De même, les ailes formant l'ébauche de la cloison secondaire. L'homogénéité de la coque, des côtes et des cloisons en ce qui concerne leur nature histologique n'est pas douteuse. On saisit parfaitement comment de ce type de noix on peut passer aux types lacuneux et comment devient théoriquement possible la continuité lacunaire, ou la discontinuité suivant les cas.

Vascularisation. — Celle-ci fera l'objet d'une étude spéciale.

Brou. — Nous avons pu disposer de trois spécimens de noix comprenant coque et brou. Malheureusement le brou en mauvais état n'a pu être disséqué convenablement, ni permettre d'en étudier le système conducteur. A part la déhiscence qui se fait le plus souvent suivant six lignes, parfois cinq ou sept, rien d'essentiel ne le sépare de celui des *Carya*. Il semble aussi que les lignes de déhiscence puissent être absentes (un peu comme chez *Juglans* et certains *Carya*).

L'épaisseur en est considérable ; les côtes décrites par KUANG y sont bien apparentes. C'est un brou de nature pierreuse et l'on y voit des nodules osseux en grand nombre. Comme chez les *Carya* on observe à la surface intérieure du brou un fort réseau vasculaire inclus dans une mince couche de parenchyme. Il y a aussi, d'autre part, un cycle vasculaire ascendant prolongeant la stèle, et des connexions transversales reliant les deux cycles. Mais tout cela reste à préciser. Toujours est-il que le réseau interne, au moins dans sa partie inférieure,

Source : MNHN, Paris

est récurrent. C'est lui qui aboutit au plexus basal exactement suivant le mode déjà vu chez *Carya*.

Structure vasculaire de la coque.

Extérieurement la coque d'*A. sinensis* porte les empreintes bien marquées de la vascularisation interne du brou (fig. 34). On voit que la surface de contact entre brou et coque est richement irriguée mais les faisceaux suturaux ne sont pas plus visibles ici que chez *Carya*. Il faut que les deux valves soient séparées pour que ces faisceaux apparaissent sous la forme des *traces suturales* des *Carya*. Nous avons observé que parfois ces traces s'enfonçaient jusqu'à 1 mm de la périphérie.

Les faisceaux récurrents de la coque parvenus à la base de la noix forment alors avec le tissu conjonctif où ils se trouvent rassemblés l'important plexus (fig. 34), sorte de bouclier masquant la cicatrice. Celle-ci se compose de deux fentes en arcs de cercle se faisant face par leur concavité de part et d'autre du plan sutural (fig. 35). Les faisceaux récurrents pénètrent dans la coque suivant ces deux fentes et forment alors, la coque étant en cette région fortement épaissie, un cycle de faisceaux qui redeviennent normalement orientés. C'est, disons de façon imagée, une sorte d'axe ou de stèle provisoire qui monte ainsi sur une distance assez grande (4 mm), stèle interrompue seulement suivant le plan sutural (fig. 43).

La description jusqu'alors présentée pourrait faire croire à un *Carya* quelque peu aberrant. Mais une coupe transversale vers le milieu de la noix (fig. 28, 30, 38) montre un caractère unique, à ce jour, parmi les plantes de cette famille : c'est une grande surprise de ne pas trouver, là où l'on est en droit de les voir, les cordons placentaires. Il n'y a pas, en effet, de *cordons placentaires dans la cloison*. Un examen attentif de la section transversale révèle l'existence dans la coque même, d'une série continue de petits points, interrompue seulement par les sutures. Avec beaucoup de peine, et une certaine patience, nous avons pu casser précautionneusement une noix et élucider la signification de ces points à peine visibles à l'œil nu. On pouvait s'attendre à ce qu'ils représentassent un système vasculaire placentaire. Nous nous en sommes assuré en décapant la surface de la noix mettant ainsi à jour tout un réseau méandriforme de faisceaux.

D'où viennent ces faisceaux ? Où vont-ils ? Une série de coupes depuis la base jusqu'au sommet donne la réponse à ces questions (fig. 34, 42). Nous avons, d'autre part, indiqué le niveau de chacune des coupes par référence à un schéma (fig. 43) montrant, en outre, la disposition dans les deux plans longitudinaux principaux.

Une coupe au niveau 2 (fig. 35), immédiatement au-dessus du plexus basal, montre les deux arcs de cercle (b) se faisant face par leur concavité, de part et d'autre du plan sutural. Deux régions correspondant aux deux convexités de la coque, en partie couvertes par le plexus, se trouvent décapées et font apparaître un réseau (a).

Source : MNHN, Paris

Au niveau 3 (fig. 36) les deux fossettes sont découvertes, on assiste au départ du réseau vasculaire à partir des deux arcs de cercle : les faisceaux ont été sectionnés obliquement, presque tangentiellement,

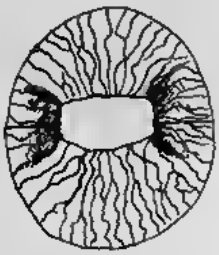


fig. 34

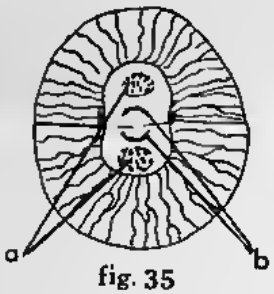


fig. 35

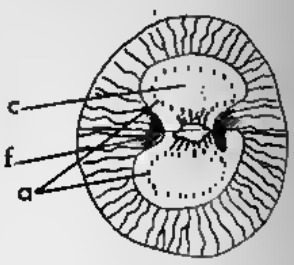


fig. 36

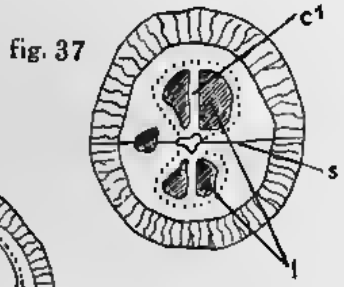


fig. 37

fig. 38

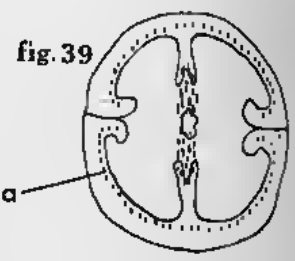


fig. 39

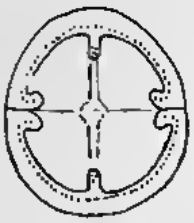


fig. 40

fig. 41

fig. 42

FIG. 34 à 42. — Schémas d'une noix d'*Annamocarya sinensis* décapée suivant des plans transversaux successifs à partir de la base. 34, noix vue du dessous, avant le décapage : on voit une sorte de bouclier central allongé dans le plan sutural, et surplombant dans ce même plan deux fossettes ; un réseau vasculaire périphérique de la coque disparaît dans le bouclier et marque ses empreintes sur celle-ci. 35, la partie située au-dessous du niveau 2 (fig. 43) a été enlevée. 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, les parties respectivement situées au-dessous des niveaux 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 (fig. 43) ont été successivement enlevées ; b, arcs vasculaires placentaires basaux ; a, faisceaux vasculaires intra-pariétaux prolongeant les faisceaux b provenant eux-mêmes du réseau périphérique de la coque ; c, paroi sectionnée de la coque ; f, fossettes situées dans le plan sutural ; c_1, cloison primaire ; l, loge (dans la figure 37 la section passe à la base de la loge divisée en quatre et garnie de parenchyme mou).

la coque (c) est décapée jusqu'à la couche interne mince et dure, les aires (a) se réduisent maintenant à des lignes pointillées vaguement circulaires (constituées de faisceaux).

Au niveau 4 (fig. 37) les loges apparaissent (l) ainsi que la cloi-

Source : MNHN, Paris

son primaire (c_1). Aux cinq endroits où la coque est entièrement arasée on voit le tissu de remplissage.

Au niveau 5 (fig. 38) c'est une section presque médiane : on distingue la cloison primaire avec ses ailes axiales, les loges, les côtes suturales. Noter quelques petits faisceaux dispersés dans la cloison.

Au niveau 6 (fig. 39) la coupe montre les faisceaux aboutissant à l'ovule, sectionnés plus ou moins tangentiellement ; mais une nette discontinuité existant entre ces faisceaux septaux et les faisceaux pariétaux.

Quand on s'élève les coupes suivantes montrent cette discontinuité (fig. 40-41). Au niveau 9 (fig. 42) elle a disparu : les faisceaux qui descendent à l'ovule le long des bords de la fenêtre septale naissent apparemment comme chez *Juglans* et *Carya,* mais non à partir de cordons placentaires septaux. *L'homologue du cordon placentaire* c'est ici le réseau pariétal, réseau continu, présent tout au long de la paroi, et même à l'intérieur des côtes suturales jusqu'au sommet, interrompu seulement aux sutures. Les deux cordons descendant à l'ovule ont la même disposition que chez *Carya,* présentant leur liber du côté de la fenêtre septale, mais ils comptent chacun une dizaine de faisceaux (fig. 43, B, f). Il n'y a aucune indication sur un groupement éventuel des faisceaux placentaires en quatre unités.

Les cloisons sont, elles aussi, richement irriguées. On voit quelques-uns des faisceaux en cause dans une coupe transversale au-dessous de l'insertion ovulaire (fig. 30, 38). Le décapage tangentiel de la cloison primaire montre un réseau tortueux en communication avec les faisceaux des bords de la fenêtre. *Nous n'avons pas pu déceler de connexions entre le réseau septal et le réseau pariétal* (fig. 43, A). On note aussi des irradiations vasculaires dans l'ébauche de cloison secondaire.

En résumé, une seule différence, mais essentielle, du point de vue anatomique, sépare *Annamocarya* de *Carya : Cordons placentaires septaux chez Carya. Réseaux placentaires pariétaux chez Annamocarya.*

Précisions morphologiques sur la fleur ♀.

Sur un spécimen (Pételot n° 6.376) nous avons observé deux fleurs ♀, dont une a été étudiée anatomiquement. Extérieurement une fleur d'environ 8 mm de longueur (fig. 45) présente les caractères suivants : 6-7 lobes dans l'enveloppe florale, libres sur une assez grande distance ; ovaire avec style remarquable et 2 courts stigmates médians, à peine papilleux ; 1 bractée nettement reconnaissable par sa situation et sa longueur relativement grande. Fleur absolument sessile sur le rachis et couverte de glandes. Présence de poils en touffes.

Par comparaison avec les fleurs ♀ décrites et figurées par Kuang (Pl. XI) qui n'ont que 2-2,5 mm de long, celle que nous décrivons représente un stade beaucoup plus avancé. On peut en conclure que chez *Annamocarya* une très jeune fleur a un ovaire presque supère.

Source . MNHN, Paris

C'est une croissance intercalaire et basale, secondaire dans le temps, qui, touchant surtout la partie inférieure aux lobes libres, transforme l'ovaire en ovaire parfaitement infère (fig. 45).

On peut penser que dans une jeune fleur le type cupulaire du brou n'existe pour ainsi dire pas, quoique les faisceaux vasculaires y soient constitués. La croissance intercalaire serait seule responsable de la transformation anatomique du brou en type cupulaire (= avec faisceaux récurrents du cycle interne).

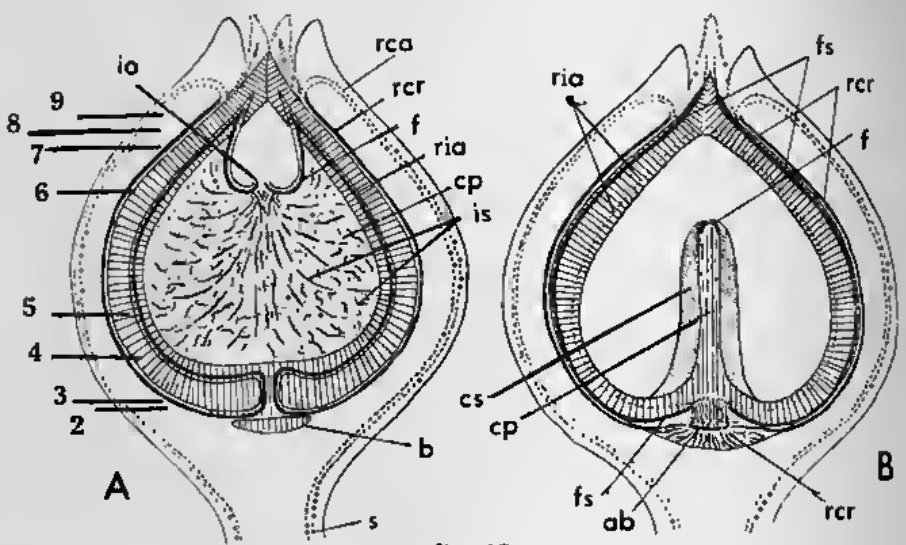


fig. 43

FIG. 43. — Sections longitudinales schématiques d'un fruit d'*Annamocarya sinensis* J. F. LEROY. — A, suivant le plan de la cloison primaire ; — B, suivant le plan sutural ; io (10 par erreur), insertion de l'ovule ; rca, réseau cupulaire ascendant ; rcr, réseau cupulaire récurrent ; f, faisceau récurrent ; ria, réseau interne ascendant ; cp, cloison primaire ; is, irradiations septales ; b, plexus ; s, stèle ; cs, cloison secondaire ; fs, faisceau sutural ; ab, arc de cercle basal.

Quant aux lobes floraux, nous sommes porté à croire *qu'ils représentent les deux cycles, involucral et sépalaire, condensés en un seul.* Déjà, le fait de trouver assez souvent, ici, les quatre lobes comme chez *Carya*, ne serait qu'une indication du sens évolutif, du mode de réduction. Il semble vain de vouloir distinguer entre lobes sépalaires et involucraux. Leur nature est maintenant complètement oblitérée, sauf pour la bractée, pièce privilégiée de par sa situation axillante. Les faits observés, ici et chez *Carya* (*C. tonkinensis* n'a pas de disque stigmatique), ne semblent pas étayer l'hypothèse de MANNING qui ne voit dans ces lobes qu'un involucre.

Peut-être y a-t-il aussi, chez les fleurs ♂, parfois au moins, une contraction de cycles non toujours réductible au seul involucre.

Source : MNHN, Paris

Note anatomique. — Ne disposant à des fins anatomiques que d'une fleur ♀ en mauvais état (Pételot n° 6376) nous n'avons fait

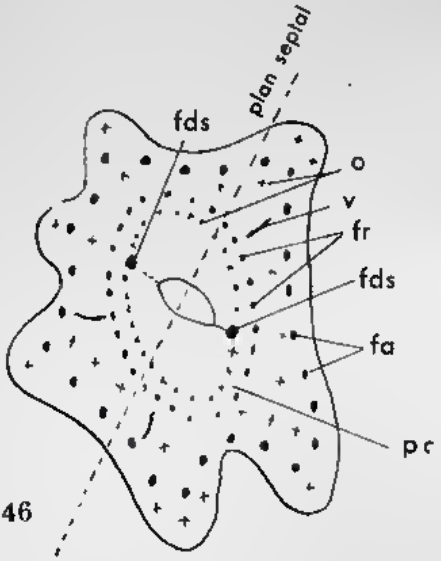


fig. 46

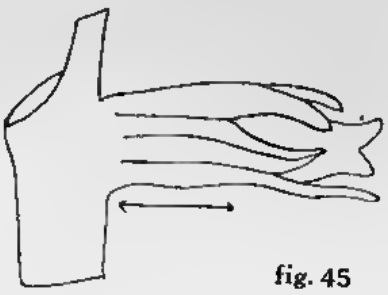


fig. 45

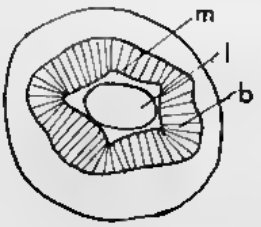


fig. 44

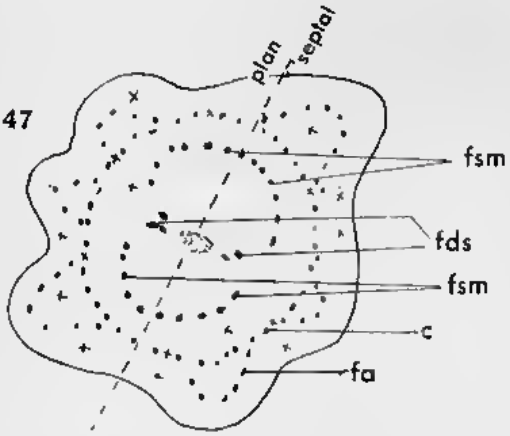


fig. 47

Fig. 44 à 47. — *Annamocarya sinensis* : 44, section transversale d'un rameau montrant la résorption de la moelle, d'après le spécimen Feng 13.309. 45, fleur ♀ d'après le spécimen Pételot 6376 ; noter que la plus grande partie du corps floral sous-jacent aux lobes et au style s'est formée par une croissance intercalaire, laquelle est indiquée par une flèche ; noter aussi le caractère franchement sessile de la fleur (qui a ici 8 mm de long). 46-47, sections transversales respectivement à la base de la fleur, vers le sommet de la loge et (fig. 47) beaucoup plus haut, dans le style. m, moelle ; l, lacune ; b, bois ; o, cristaux d'oxalate ; v, connexions vasculaires ; fr, faisceaux récurrents ; fds, faisceau dorsal sutural homologue de celui de *Juglans* ; fa, faisceaux ascendants du brou ; pa, parenchyme entre le brou et la coque ; fsm, faisceaux stigmatiques médians ; c, niveau de rebroussement des faisceaux du brou.

qu'une étude des plus sommaires et incomplètes (fig. 46 et 47). Les faisceaux placentaires n'étant pas différenciés dans notre jeune matériel nous avons constaté une très grande analogie structurale avec

Source : MNHN, Paris

Carya. Il y a dans le plan septal deux grands faisceaux stigmatiques médians, en arcs de cercle rejoignant par leurs extrémités les sutures (fig. 47). Les faisceaux suturaux, dorsaux chez *Juglans*, se dichotomisent plus ou moins, ici aussi, dans le style où ils s'éteignent. Les faisceaux stigmatiques médians prennent naissance à partir du cycle fasciculaire contigu à la paroi ovarienne et on peut les suivre tout au long du grand style qui caractérise cette plante. Il y a probablement un rapport entre l'importance du style et celle des faisceaux en cause qui semblent beaucoup plus réduits chez *Carya*. A noter aussi la présence de nombreuses mâcles d'oxalate de calcium comme chez *Carya*. Bien entendu une étude anatomique et ontogénétique précise reste à faire. Il sera du plus grand intérêt de suivre en détail le développement floral et postfloral. Il n'est pas douteux que les phénomènes de croissance intercalaire interviennent ici et donnent à la fleur sa configuration.

L'ancestralité d'*Annamocarya* ?

Annamocarya, comme nous venons de le voir, diffère essentiellement des *Carya* par sa placentation. La découverte d'un caractère nouveau aussi fondamental nous permet de jeter une très vive lumière dans le débat où s'affrontent les diverses théories de la fleur. Mais il y a encore une question préalable à envisager : si nul ne peut contester qu'*Annamocarya* s'insère bien dans le phylum des *Carya*, on peut cependant s'interroger sur la place exacte qu'il y occupe. Est-il ancestral ou dérivé par rapport aux *Carya* ? A cette question est liée notre interprétation du sens de l'évolution placentaire.

Plusieurs arguments nous conduisent à considérer que le genre *Annamocarya* semble ancestral :

— La différenciation morphologique fortement marquée de ce genre monotypique, dont la plupart des espèces ont disparu, oblige à supposer qu'il est une sorte de « fossile vivant ». Les *Carya* représentés par de nombreuses espèces seraient relativement moins anciens. Les *Juglans* et *Annamocarya*, quoique issus d'une même souche, seraient maintenant des rameaux ± divergents : deux phylums voisins, mais différents : *Annamocarya* conservant des caractères archaïques par rapport à *Juglans*.

— A la haute ségrégation morphologique qui isole nettement cette plante dans le monde végétal actuel s'ajoute aussi la *ségrégation géographique*. Et dans une région qui a pu être un berceau des Angiospermes. *Annamocarya* a en effet une aire géographique très localisée : c'est un genre apparemment paléoendémique.

Ces deux caractères associés semblent suffisants pour supposer sans trop de doute l'ancestralité de la plante. Mais il y a plus : la morphologie comparée montre quelles sont les différentes voies suivies par l'évolution végétale. L'un des grands processus est la spécialisation. A cet égard *Annamocarya* par le nombre de lobes de la

Source : MNHN, Paris

fleur ♀, par le nombre d'étamines ou par le nombre de chatons par fascicule est moins réduit que *Carya*. De plus certains caractères sont communs, nous l'avons dit, entre *Juglans* et *Annamocarya*, caractères que l'on ne retrouve pas chez *Carya*. Enfin, d'après des considérations relatives aux structures placentaires, le sens *Annamocarya-Carya*, semble plus probable que l'inverse. Ce n'est là, cependant qu'une hypothèse, que des recherches ultérieures devront éprouver.

Source : MNHN, Paris

§ 4. — Le groupe Annamocarya — Carya — Juglans : Faits et interprétations.

L'évolution placentaire. — Chez *Annamocarya*, genre supposé ancestral, ce sont des *réseaux pariétaux* qui tiennent lieu de faisceaux placentaires. Chez *Carya* et *Juglans* ce sont des *cordons septaux*. L'anatomie comparative de la placentation à l'intérieur du groupe *Juglans* - *Carya* - *Annamocarya* montre que tous les intermédiaires existent entre les types extrêmes *Annamocarya* et *Juglans regia* : ce qui donne une belle série typologique (fig. 48, 49).

Le fait que l'évolution d'ensemble des caractères, en d'autres termes l'évolution des genres, se soit faite dans le sens *Annamocarya* ⟶ *Carya* (1), ne suffirait pas à nous renseigner sur le sens de l'évolution placentaire. Il est en effet banal d'observer dans une même plante des caractères très dérivés à côté de caractères qui le sont beaucoup moins.

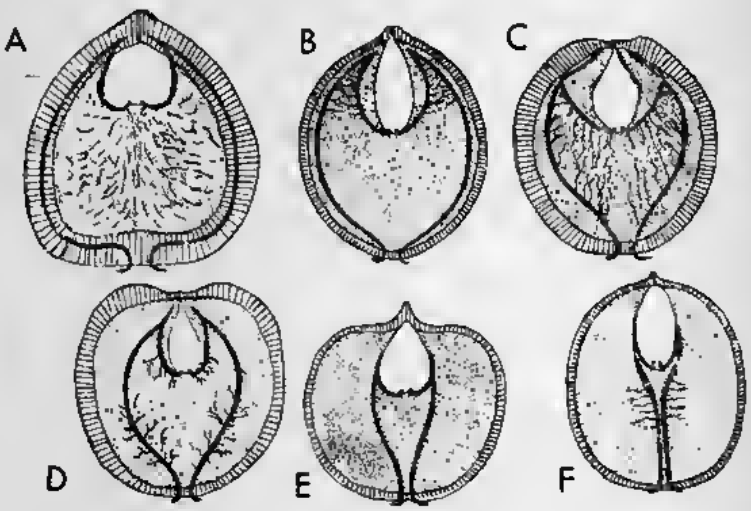


fig. 48

Fig. 48. — Série de sections longitudinales schématiques (suivant le plan de la cloison primaire) de noix chez *Annamocarya*, *Carya* et *Juglans* ; A, *Annamocarya sinensis* ; B, *Carya cathayensis* ; C. *C. Poilanei* ; D, *C. tonkinensis* ; E, *C. cordiformis* ; F, *Juglans regia*. La zone externe hachurée représente la coque ; la cloison primaire est figurée en pointillé ; les cordons vasculaires (réseaux chez *Annamocarya*) et leurs irradiations septales, en traits pleins noirs. Considérer surtout la réduction progressive de l'écartement placentaire.

Plusieurs raisons nous déterminent cependant à tenir le type placentaire d'*Annamocarya* pour relativement primitif. D'abord il y

(1) Ce qui n'est pas certain.

Source : MNHN, Paris

a plus de chances qu'un caractère défini soit plus dérivé dans un genre lui-même plus dérivé que dans un genre moins dérivé. D'autre part, l'argument logique en ce qui concerne le trajet des faisceaux placentaires, du plus court chemin et celui, souvent vérifié ailleurs, de la spécialisation, semblent désigner le type *Juglans-Carya* comme plus dérivé. Il n'est pas impossible que les grands réseaux ramifiés d'*Annamocarya* soient en rapport avec la taille de la coque et la richesse de vie de ce grand arbre tropical. La spécialisation aurait amené notamment à la réduction du volume des faisceaux placentaires chez les *Juglans* et *Carya* à feuilles caduques et l'utilisation de la cloison par les faisceaux placentaires réduits. Chez *Carya Poilanei*, arbre tropical, les faisceaux placentaires sont encore abondamment ramifiés dans la

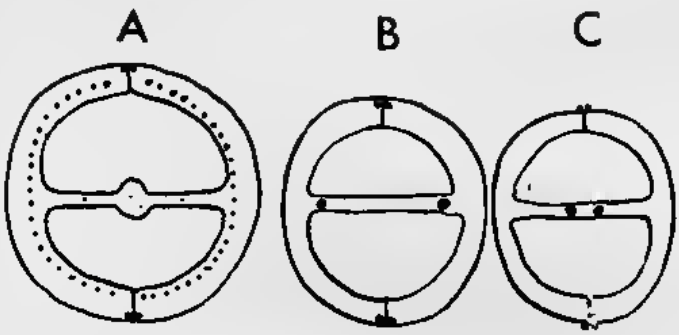


fig. 49

FIG. 49. — Série de sections transversales schématiques de noix chez *Annamocarya* (A) ; *Carya* (B) et *Juglans* (C). En A les faisceaux placentaires forment des réseaux pariétaux, en B et C des cordons septaux.

cloison et peu individualisés. Chez *Juglans regia* les faisceaux placentaires sont très réduits et ne comportent qu'une insignifiante ramification septale. De plus *on s'explique mieux le trajet récurrent sur les bords libres de la cloison* (chez *Juglans* ou *Carya*) *si on le considère comme un vestige*, devenu inutile, résultant du processus évolutif en question (fig. 48).

S'il en est ainsi l'évolution placentaire aurait donc procédé d'un type franchement pariétal (*Annamocarya*) à un type axile (*Juglans*) et suivant un processus de transfert tel que l'inversion des faisceaux placentaires deviendrait un non-sens (1).

L'autonomie morphologique des placentas. — C'est un fait d'une extrême importance, un fait constaté, que les placentaires se trouvant ici dans la cloison, là dans la coque, jouissent nécessairement au cours de l'évolution phylogénétique d'une indépendance relative par rapport aux carpelles, ou au sein des carpelles.

(1) Mais, une fois encore, nous soulignons qu'il ne s'agit que d'une hypothèse. Le sens de l'évolution a pu être inversé.

Source : MNHN, Paris

L'homogénéité des cloisons et de la paroi ovarienne (coque). — Ce fait ne peut faire de doute à la suite de notre étude ontogénétique des carpelles chez *Juglans*. Nous avons assisté à la genèse des cloisons et des parenchymes de bordure et de remplissage, de part et d'autre des sinus loculaires : cloisons et parois ovariennes ont une croissance congénitale. Les faits ontogénétiques contraires mis en avant par SHUHART et LANGOON n'ont pu, en aucun cas, être confirmés. Du point de vue histologique rien ne distingue les cloisons des parois. De plus, l'anatomie comparée de la placentation nous découvrant la présence de faisceaux placentaires soit dans la paroi ovarienne, soit dans la cloison, corrobore aussi notre opinion sur l'homogénéité de nature. Il n'y a pas non plus de distinction essentielle à faire dans la nature des côtes internes et des cloisons. On ne comprendrait pas, à supposer qu'une partie de la cloison au moins soit caulinaire, que des faisceaux d'abord caulinaires deviennent foliaires en passant dans les carpelles, puis redeviennent caulinaires au niveau de l'insertion ovulaire. L'homogénéité, l'unité de la coque et des cloisons s'impose.

INTERPRÉTATIONS ET DISCUSSION.

Les principaux arguments avancés jusqu'à maintenant par les tenants de la théorie des carpelles-sporophylles depuis VAN TIEGHEM jusqu'à NAST tombent d'eux-mêmes. La cloison est dépourvue de nervures marginales. L'existence de trois cordons ovulaires non fonctionnels est controuvée. Il y a fondamentalement deux cordons fonctionnels. Les placentaires ne se rendent jamais dans les stigmates.

Ce qui est cependant remarquable, c'est qu'avec arguments et observations erronés VAN TIEGHEM soit parvenu quand même à énoncer un assez bon jugement sur la nature profonde des faits. La structure d'*Annamocarya* montre en effet qu'il avait raison, contre ses adversaires de l'époque, et par anticipation contre l'école d'HAGERUP, d'affirmer que l'ovule n'a aucune liaison vasculaire avec la région du pistil située au-dessous de son point d'insertion, en particulier avec la partie biloculaire inférieure à sa base, et sur laquelle il paraît reposer. Mais les bases manquaient à VAN TIEGHEM, comme elles manqueront à BENSON et WELSFORD, comme elles manqueront à NAST. NICOLOFF qui en avait vu les failles avait beau jeu de saper d'édifice tieghemien, mais sans rien pouvoir apporter lui-même de parfaitement décisif. A la suite de notre étude des Juglandoïdées nous pouvons retenir comme valable cette vue de VAN TIEGHEM que l'*ovule n'a pas de liaison vasculaire directe avec la région du pistil sur laquelle il semble reposer*.

Cette position nous fait progresser assez sérieusement, et nous permet de rejeter en bloc l'argumentation des théories caulinaires. Il nous est possible de trancher la question si délicate du *mamelon central* interprété par les uns comme apex de la tige, par les autres, comme production carpellaire. La vascularisation placentaire comparée d'*Annamocarya* et de *Carya-Juglans* conduit *à rejeter la notion de cloison*

Source : MNHN, Paris

composite — à la fois caulinaire et carpellaire en nature — et à *poser l'homogénéité de la coque et des cloisons.* La nature histologique et le développement ontogénétique confirment cette vue. Dès lors les théories caulinaires qui acceptent des ovaires foliaires et des placentas caulinaires se trouvent ici infirmées dans les faits.

Suivant les normes de pensée habituelles, c'est-à-dire en termes de tige et de feuille, on doit parler ici, semble-t-il, pour désigner l'ovaire avec ses cloisons et son ovule, ou bien d'un ensemble caulinaire, ou bien d'un ensemble foliaire. L'ontogénétique montre que, chez *Juglans*, la cloison est, avec le parenchyme intraovarien, la partie intérieure de la tige, la partie médullaire non-vascularisée. Il faudrait donc admettre que l'ensemble de la coque et de ses cloisons est caulinaire. Mais c'est là énoncer un jugement bien arbitraire, quoique relativement satisfaisant dans le cas particulier des Juglandacées. L'aspect foliaire de la fleur n'est pas expliqué : comment démarquer ce qui relève de la tige et de la feuille ? En outre, c'est méconnaître le caractère original de la fleur que de la réduire à une tige. Enfin, ce n'est résoudre aucunement les difficultés d'intégration à une théorie générale, dont relève notamment la gousse des légumineuses.

La vérité, à notre sens, c'est que les deux carpelles forment ici un ensemble concrescent en quoi s'est transformée la pousse florale : ensemble qui est en un sens terminal. Cette conception, nous y reviendrons longuement, est avant tout unitaire ; elle met en avant un aspect foliaire et un aspect caulinaire d'un phénomène profondément original où entrent en jeu notamment des processus de croissances torales suivant l'expression de Thompson, ce que Stebbins (1950) à la suite de Coulter, Barnes et Cowles (1910) appelle « zonal development ».

Source : MNHN, Paris

2. — *OREOMUNNOIDEAE* J. F. Ler. (1).

§ 1. — Genre *Pterocarya* Kunth.

A. — Morphologie statique.

Appareil reproducteur.

Les chatons femelles solitaires, pendants, terminaux (sauf exception) portent généralement *un grand nombre de fleurs*. Chez *P. Paliurus* Batalin (sec. *Cycloptera* Franchet) cependant ce nombre reste assez limité.

Les chatons mâles sont le plus souvent *solitaires* (chez *P. Paliurus* ils se groupent par 2-5). Chez *P. rhoifolia* Sieb. et Zucc. (sect. *Platyptera* Nagel emended) les bourgeons ♂ sont protégés pendant l'hiver par deux grandes écailles valvaires très caduques, se développent à la base des pousses nouvelles. Ils portent des bractées basales. Chez *P. fraxinifolia* (Lam.) Spach. et *P. stenoptera* DC (sect. *Diptera* Henry emended) : bourgeons nus, chatons insérés sur un court pédoncule âgé d'un an à l'aisselle de cicatrices foliaires. On observe parfois chez diverses espèces du genre un chaton ♂ à l'aisselle de la feuille inférieure d'une pousse.

Fleurs femelles : Elles présentent souvent une structure typique de la famille : 1 B + 2b + 4S + 2C. Mais là encore une grande variation se manifeste. Chez *P. fraxinifolia* les bourgeons femelles passent l'hiver protégés par le pétiole des plus récentes feuilles formées, la dernière étant réduite à une écaille. Seules les bractéoles, *non la bractée*, sont accrescentes et forment les ailes bien connues du fruit. La distinction entre bractée et bractéoles est très nette.

Deux carpelles à orientation variable, mais à *stigmates toujours valvaires*. Ce sont des stigmates du type *Juglans* : deux bras allongés couverts de papilles du côté intérieur.

Fleurs mâles : Le nombre de pièces de l'involucre et du calice est fort variable, souvent inférieur à 7. On compte fréquemment 9-15 étamines, parfois 25-30 ou beaucoup moins (5-7). Chez *P. fraxinifolia* la fleur mâle est une spatule terminée par une bractée et portant sur ses bords 4-5 lobes, latéraux et antérieur, jamais de lobe postérieur.

On a généralement rapproché, dans la classification, *Pterocarya* de *Juglans*.

---

(1) Fruits généralement *ailés*, et de taille relativement réduite, dépourvus de brou, toujours à bractée *hypogyne*, à cloisons souvent nombreuses ou pourvues d'excroissances, ou parfois simples ; cloisons des éléments de vaisseau de type scalariforme, ou à perforation unique (*Pterocarya, Platycarya*).

Source : MNHN, Paris

Fruit adulte.

Chez *P. fraxinifolia* le fruit dont les dimensions en largeur et en longueur sont respectivement de l'ordre de 0,5 et 1 cm présente une bractée très réduite, tôt avortée, et deux bractéoles soudées au fruit et entre elles jusqu'aux deux tiers de la hauteur de celui-ci, du côté postérieur (adaxial). Ces bractéoles entourent complètement le fruit et s'évasent en une aile rétrécie dans le plan médian, aile à nervation plus ou moins dichotome (fig. 50, C).

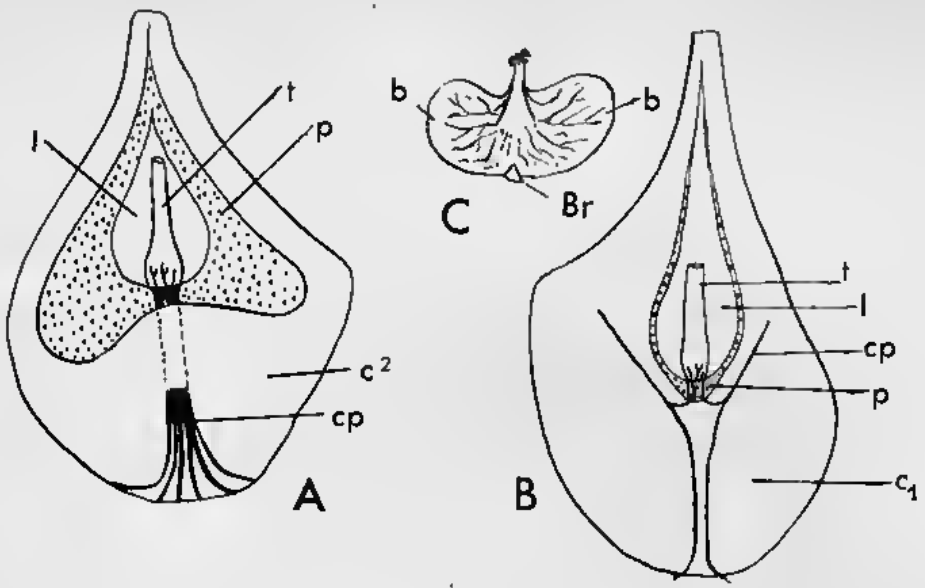


fig. 50

FIG. 50. — *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach. Sections schématiques longitudinales de fruits : A, dans le plan sutural ; B, dans le plan de la cloison primaire. Le fruit a atteint sa taille adulte, la coque est sclérifiée. L'ovule en voie de croissance montre un jeune tégument en forme de bouteille, vascularisé seulement à la base, et se prolongeant en un tube micropylaire important. La loge en tant qu'espace vide occupe peu de place du fait du développement considérable du tissu de remplissage. Noter l'existence des cordons placentaires dans le plan de la cloison primaire bien au-delà de l'insertion ovulaire ; t, tégument ovulaire ; p, parenchyme de remplissage ; C_1, C_2, cloisons primaire et secondaire ; cp, cordon placentaire ; l, lacune loculaire.

C, fruit de la même espèce, vu du côté antérieur. Remarquer la bractée très réduite (Br), les bractéoles (b) très développées.

Au sommet on voit parfaitement les quatre lobes du calice et les deux stigmates. Ceux-ci peuvent être médians ou transverses ou obliques. Si l'on décape le fruit de toute la partie charnue externe, la coque apparaît comme profondément bosselée-côtelée, avec un plan sutural nettement marqué (par un aplatissement de la partie située au-dessus du niveau des ailes). Stigmates valvaires, marcescents.

A l'intérieur deux cloisons dont une secondaire atteignant le mi-

Source : MNHN, Paris

lieu du fruit. Le caractère le plus frappant dans un jeune fruit c'est l'existence d'un abondant parenchyme de remplissage (fig. 50) qui occupe la plus grande partie de la cavité ovarienne. Une section longitudinale suivant le plan sutural montre la naissance des cordons placentaires, selon le mode connu.

Dans le plan intercarpellaire les cordons placentaires montent très haut, presque jusqu'à la péripbérie de la coque. Mais les faisceaux se rendant à l'ovule se détachent des cordons vers le niveau d'insertion ovulaire. Dans ce plan le parenchyme de remplissage s'observe seulement suivant une étroite bande (fig. 50, B). Les deux plans montrent que la stèle funiculaire une fois constituée doit traverser cette bande de parenchyme avant d'atteindre le tégument (Pl. X, 28). Au cours du développement de la graine le parenchyme sera pressé contre les parois de la coque et la cavité ovarienne sera complètement occupée par l'embryon. Là, comme chez *Juglans*, comme chez *Carya* et *Annamocarya*, l'embryon n'est encore qu'une partie infime alors que le fruit atteint sa taille adulte.

Après la fécondation, le tégument croît en hauteur sous forme d'un *tube micropylaire* prolongé.

P. stenoptera (comme *P. tonkinensis*) se distingue de l'espèce précédente par quelques caractères tenant à la forme des ailes ou de la coque : ailes plus étroites et plus longues, coque plus ovée, à côtes bien marquées, deux cloisons. Retenons surtout qu'ici les cordons placentaires s'étendent rarement au-dessus du niveau d'insertion ovulaire, et l'ovule paraît presque vasculairement subterminal. Caractère important : *présence de très belles lacunes* (fig. 51) dont la formation et la structure seront étudiées plus loin (cf. p. 94-95).

Avec *P. paliurus* (sect *Cycloptera*) les choses changent sensiblement : toujours une bractée non accrescente, mais les bractéoles forment une immense aile en collerette horizontale, à contour circulaire (fig. 52, 53, 54). *Plus de cloison secondaire. Un parenchyme de remplissage* du même type que chez *P. fraxinifolia* remplit une bonne partie de la cavité ovarienne (1). Non seulement dans ce fruit il n'y a pas de cloison secondaire, mais *la cloison primaire elle-même n'est représentée que par sa moitié supérieure* à partir du niveau d'insertion ovulaire, cette dernière étant donc basale apparemment. Mais l'extension des cordons placentaires au-delà de ce niveau, de part et d'autre de la fenêtre septale, est considérable : les faisceaux qui arrivent à l'ovule sont récurrents sur une grande distance.

Dans certaines formes (fig. 54) le parenchyme de remplissage poursuit rapidement sa différenciation et se sclérifie avant le développement de l'ovule : les loges sont alors presque complètement bouchées par ce tissu durci et l'ovule est alors surélevé. Nous avons noté

(1) Dans le fruit mûr, par suite de la compression due au développement de la graine, le parenchyme apparaît sous forme d'une mince pellicule tapissant les parois de la cavité ovarienne.

Source : MNHN, Paris

que chez beaucoup d'exemplaires de cette forme cinq sépales sont présents (1).

Quelques variantes essentielles se rencontrent encore dans la sec-

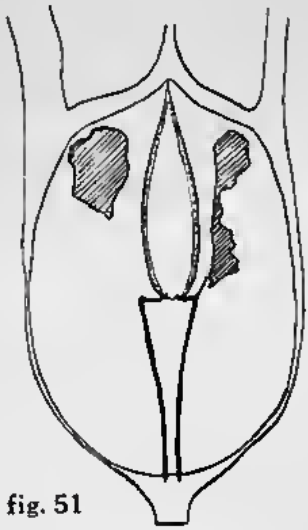


fig. 51

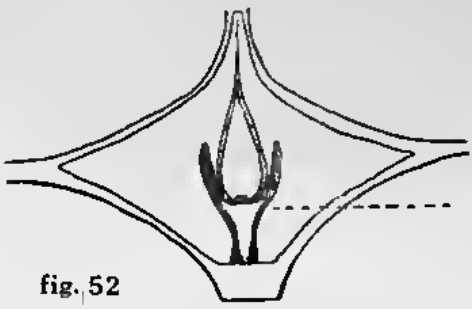


fig. 52

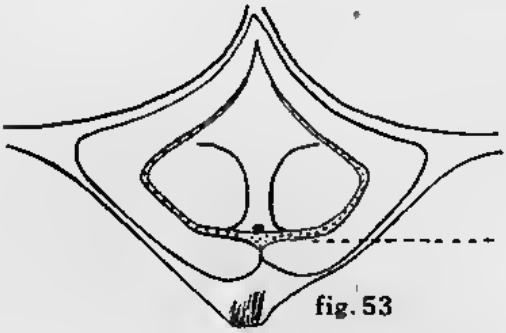


fig. 53

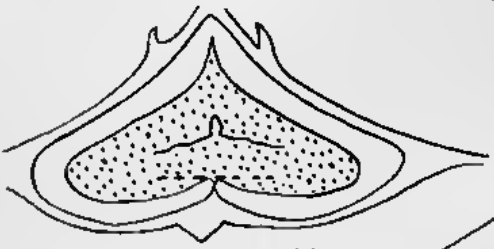


fig. 54

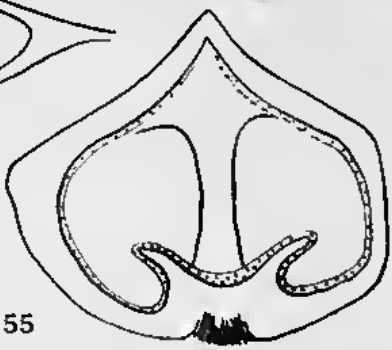


fig. 55

Fig. 51 à 55. — 51, *Pterocarya stenoptera* DC., coupe schématique d'un fruit suivant le plan de la cloison primaire. Noter l'existence de larunes. 52, *P. Paliurus* Batalin, coupe identique à la précédente ; en tirets, le niveau basal de la loge. 53, *P. Paliurus*, coupe suivant le plan sutural. 54, *idem*, mais dans un fruit envahi par le parenchyme de remplissage qui s'est ossifié. 55, *P. Delavayi* Franchet, coupe suivant le plan sutural montrant les excroissances tabulaires basales, caractère de la sous-famille des Oréomunnoidées.

tion *Platyptera*. Chez *P. Delavayi*, par exemple la coque dont la forme rappelle celle de *P. fraxinifolia* présente une nette *ébauche de cloison*

(1) Specimen Dr Aug. Henry n° 6598, 1889, Hupeh (Chine) (Herb. Museum Paris).

Source : MNHN, Paris

secondaire, mais surtout une *excroissance septale tabulaire* à bords relevés (fig. 55). Au cours du développement le tégument s'étale sur cette table au niveau d'insertion ovulaire, puis s'accroît en descendant dans les parties inférieures de la loge. Ici, du fait que la cloison primaire est réduite à sa partie supérieure, cette excroissance tabulaire se trouve située à la base. L'existence de cette excroissance, inconnue dans les genres précédemment étudiés, prend une valeur spéciale sur laquelle il nous faudra revenir.

D'autre part, grande extension apicale des cordons placentaires : parenchyme de remplissage habituel ; coque à côtes.

Anatomie et Histologie de la fleur femelle.

Une coupe transversale (1) à l'extrême base d'une fleur ♀ de *P. fraxinifolia* vers l'époque de la fécondation (2) montre une stèle discontinue comprenant une quinzaine de faisceaux. Très vite, en s'élevant, on parvient au niveau de la bractée ; la trace en est *unilacunaire* et *unifasciculée* (Pl. XII, 30). On observe un étirement de la fleur du côté antérieur, puis l'isolement de la bractée. Deux cornes antérieures, relevant des bractéoles, se dessinent surplombant la bractée frontale.

Plus haut des changements importants se manifestent : c'est d'abord un accroissement notable du diamètre en même temps qu'une réduction de l'étirement précédemment signalé (Pl. XII, 31). Dans le plan que nous verrons être celui de la cloison secondaire, on constate que des faisceaux se détachent de la stèle et gagnent le centre. Là ils se répartissent en deux *ensembles complexes* qui ne sont autres que les deux *cordons placentaires*. Dans les fleurs étudiées nous n'avons pas vu, à ce niveau, en dehors du plan de la cloison secondaire, de connexions basales entre cordons placentaires et faisceaux périphériques ; donc, pas de faisceaux « accessoires », pas de symétrie radiaire : chaque cordon est essentiellement constitué d'un double apport, ce qui fait que les deux cordons représentent théoriquement quatre faisceaux. Quant à leur disposition, elle est comparable à celle que nous avons vue chez *Juglans*. Les deux cordons, nettement distincts, se trouvent dans le plan de la cloison primaire et présentent de belles trachées du côté de l'axe. On note cependant une certaine confusion dans l'orientation.

Immédiatement au-dessus du niveau précédent, à environ 50 µ, des différenciations tissulaires interviennent. Du point de vue vasculaire, on note : un anneau externe abondamment constitué de faisceaux distincts et un système axial ou subaxial formé des deux cordons complexes. Du point de vue tissulaire : à l'intérieur de l'anneau de faisceaux un vaste territoire bistologiquement distinct du tissu externe,

(1) Notre étude, par coupes sériées, procède de bas en haut.
(2) Cueillie le 25 mai 1951.

Source : MNHN, Paris

notamment par la coloration et quelque peu aussi par la taille ou la forme des cellules (Pl. XIII, 32).

C'est à partir de ce tissu que se constituent les cloisons et les parois de la noix. Une stratification de couches cellulaires, s'observe nettement dans le plan de la cloison primaire, mais aussi dans les parois, beaucoup moins dans la cloison secondaire. On peut compter une épaisseur de la cloison primaire de 15-20 couches. Nos deux cloisons, à ce niveau fort épaisses, la secondaire plus encore que la primaire, délimitent ainsi quatre aires spéciales représentant la loge quadripartite. Les parois ovariennes ont elles aussi une belle épaisseur.

Ces quatre aires se distinguent, histologiquement, fort nettement. Elles sont occupées par un tissu non stratifié, un *parenchyme de remplissage*, a) limité du côté de la paroi et sur une courte distance du côté de la cloison primaire, *par une assise de cellules relativement petites, rectangulaires ou cubiques, intensément colorables, renfermant un énorme noyau ; assise parfaitement méristématique, sorte de « protoderme »*. (Pl. XVII, 40) élargissant directement la cloison secondaire sur toute sa longueur, et une partie de la cloison primaire qui est très courte (car ces aires loculaires sont étroites dans le plan antéro-postéricur, allongées dans le plan latéral). On observe dans chacune de ces aires, aux extrémités de l'assise limitante *deux aires d'activité méristématique* dont le caractère méristématique s'irradie en décroissant au travers du parenchyme de remplissage (Pl. XVII, 40). Dès ce niveau on est porté à croire que l'assise limitante appartient aux parois ovariennes qu'elle limite intérieurement. Cette vue s'appuie sur le fait qu'à ce niveau la sériation et la forme des cellules protodermiques contrastent *peu* avec les cellules pariétales stratifiées et rectangulaires, *beaucoup* avec les cellules de remplissage plus ou moins distendues, désordonnées et informes — signe avant-coureur d'une désintégration prochaine. Mais l'absence d'une fissure marquée entre les deux tissus empêche de se prononcer catégoriquement. D'autre part, il y a *continuité* entre l'assise limitante et les aires méristématiques distales (Pl. XIII, 32 ; Pl. XVII, 40) lesquelles sont responsables d'une certaine prolifération du parenchyme de remplissage occupant la loge. On voit déjà comment le vide loculaire pourrait prendre place par rupture, par écartement des tissus suivant l'assise limitante : procédé schizogène.

Dans le plan de la cloison secondaire, contigus extérieurement à la paroi ovarienne, montent les deux faisceaux suturaux plus ou moins doubles, ou triples, en tout cas apparemment complexes.

De ce qui vient d'être dit se dégagent déjà plusieurs traits :

1) La trace de la bractée est unilacunaire et unfasciculée (parfois bifasciculée avec possibilité de ramifications).

2) Les faisceaux suturaux (dorsaux) semblent complexes.

3) Parois ovariennes et cloisons sont de nature homogène.

4) Les deux cordons placentaires se forment à partir des faisceaux suturaux, dans le plan de la cloison secondaire. Chacun de ces cordons est double, empruntant un demi-faisceau à chaque carpelle.

Source : MNHN, Paris

5) Les loges sont occupées par un tissu de remplissage et ne présentent aucun espace vide.

6) Il existe toute une organisation méristématique qui concourt à l'édification intérieure de l'ovaire.

A environ 160 µ au-dessus du niveau où nous nous sommes arrêté, les quatre aires loculaires sont soudées en deux aires (Pl. XIII, 33), la cloison secondaire s'estompe, puis disparaît. Dans la fleur étudiée les faisceaux placentaires se terminent en faisceaux ovulaires, en se fusionnant axialement, mais une partie du faisceau placentaire de droite continue sa route verticalement dans la paroi primaire, sur une assez grande distance (Pl. XIII, 33, fp^1). Les faisceaux placentaires devenus, pour majeure partie, ovulaires, tournent leurs trachées l'un vers l'autre. Nous sommes près du niveau d'insertion ovulaire.

La loge est maintenant bipartite et occupée, non plus par quatre, mais par deux masses de parenchyme. Les aires méristématiques dorsales ont fusionné par deux au-dessus de la cloison secondaire. Les aires méristématiques contiguës à la cloison primaire vont s'effacer. Enfin les deux masses de parenchyme elles-mêmes vont se rejoindre au-dessus de la paroi primaire : c'est le niveau des bords libres de cette cloison, niveau de la fenêtre septale.

Il est pratiquement impossible, maintenant, de savoir si l'assise limitante fait partie de la paroi ou du parenchyme intraovarien. Cela se présente maintenant sous la forme d'une couche plurisériée où des divisions périclines et anticlines s'observent. C'est que nous approchons de l'ovule et le parenchyme est encore très méristématique, et se fond en quelque sorte, progressivement, vers les assises limitantes en en atténuant les limites. Ces assises sont interrompues au-dessus de la cloison primaire. Au niveau des sutures, une aire fortement méristématique, et assez importante, est en rapport avec les sutures, les assises limitantes et le tissu — ici, donc, méristématique — de remplissage.

Un peu plus haut (Pl. XIV, 34) une aire intensément colorable, à caractère franchement méristématique, entourant une stèle axiale, maintenant bien constituée, se délimite *au sein même* du tissu de remplissage, non à la périphérie de celui-ci. C'est le niveau du funicule : une stèle complètement immergée au sein d'un parenchyme encore très méristématique, dans un ovaire devenu uniloculaire. De part et d'autre, subsistent en dehors du funicule des portions de parenchyme semblant liées du côté externe aux tissus environnants, mais cependant morphologiquement différents. On observe comme une ébauche de segmentation en quatre secteurs parenchymateux qui seraient disposés dans les plans sutural et septal. Mais un peu plus haut cette segmentation disparaît, l'ovaire étant alors tapissé d'une épaisse couche continue de parenchyme. Il semble que l'on doive interpréter les deux parties situées dans le plan sutural comme homologues des cornes parenchymateuses observées chez *Juglans*, les autres parties représentant du parenchyme de bordure. Bien entendu les sutures (s) ne s'observent que dans la partie pariétale de l'ovaire, non dans le parenchyme de remplissage.

Source : MNHN, Paris

Une section de la fleur aux 2/3 de la hauteur de l'ovule (Pl. XIV, 35) montre le nucelle entouré d'un tégument d'environ sept cellules d'épaisseur ; étroitement inclus dans un manchon de parenchyme, d'une épaisseur sensiblement identique, mais ne comportant que trois à quatre couches de grandes cellules.

Plus haut encore, fait à retenir, le tégument est bilobé, les deux lobes étant dans le plan sutural (Pl. XV, 36).

Un peu plus haut (Pl. XV, 37) le parenchyme stratifié de la paroi entoure un parenchyme de remplissage *creusé en son centre d'une lacune*. A mesure que les coupes sont pratiquées plus haut cette cavité, et aussi le parenchyme lui-même se réduisent.

Beaucoup plus haut (à environ 500 μ) toute cavité a disparu (Pl. XVI, 38). C'est maintenant le parenchyme qui occupe le centre de la fleur : le parenchyme de remplissage a fait place au parenchyme stylaire qui le continue sans changement morphologique appréciable, se distinguant toujours des tissus environnants. Une ligne médiane disposée dans le plan sutural et bordée de part et d'autre de cellules aplaties préfigure la future ouverture du canal stylaire. Douze faisceaux externes, quatre fois trois, représentent la vascularisation des quatre sépales. La trace sépalaire est essentiellement trilacunaire, mais des ramifications se produisent [en cours de route (Pl. XV, 37) nous avons quitté le niveau des bractéoles dont les faisceaux sont soudés aux sépalaires sur une grande distance]. Les faisceaux suturaux sont disposés en croissants accusés, seulement légèrement ouverts vers l'intérieur.

Puis, c'est bientôt l'isolement des lobes sépalaires trifasciculés (Pl. XVI, 39). Le canal stylaire s'ouvre suivant la fente suturale. Plus haut encore les sépales sont isolés, le canal largement creusé montre que le parenchyme se développe en papilles stigmatiques. Enfin les stigmates se séparent emportant chacun son faisceau médian (sutural) et ses papilles stigmatiques intérieures.

Une coupe longitudinale dans le plan sutural (Pl. X, 28) montre la répartition des tissus, notamment la disposition et l'importance du parenchyme de remplissage. On y voit bien le trajet de la stèle funiculaire au sein de ce parenchyme. Le grand développement du parenchyme de remplissage rencontré chez les jeunes fruits est vu ici avec précision. Pour peu que le durcissement qui transforme la paroi ovarienne en coque s'étende quelque peu au parenchyme avant que l'ovule n'ait atteint sa pleine taille nous obtenons un type à cavité bouchée tel que celui observé chez *P. Paliurus* (fig. 54). Habituellement l'ovule doit atteindre sa pleine taille et presser contre la coque le parenchyme de remplissage avant que celui-ci ne commence à durcir.

Les principaux traits structuraux mis en évidence chez *P. fraxinifolia* valent généralement pour les autres espèces du genre. Mais certaines différences importantes peuvent se manifester. C'est ainsi que chez *P. stenoptera*, autre espèce de la même section que *P. fraxinifolia* et cultivée aussi au Jardin des Plantes de Paris, la formation de lacunes modifie sensiblement l'aspect de la fleur en section transver-

Source : MNHN, Paris

sale (fig. 56, 57). Rien n'est fondamentalement changé du point de vue de l'anatomie vasculaire, ni du point de vue des symétries. Mais très rapidement dès que les cordons placentaires centraux sont bien en

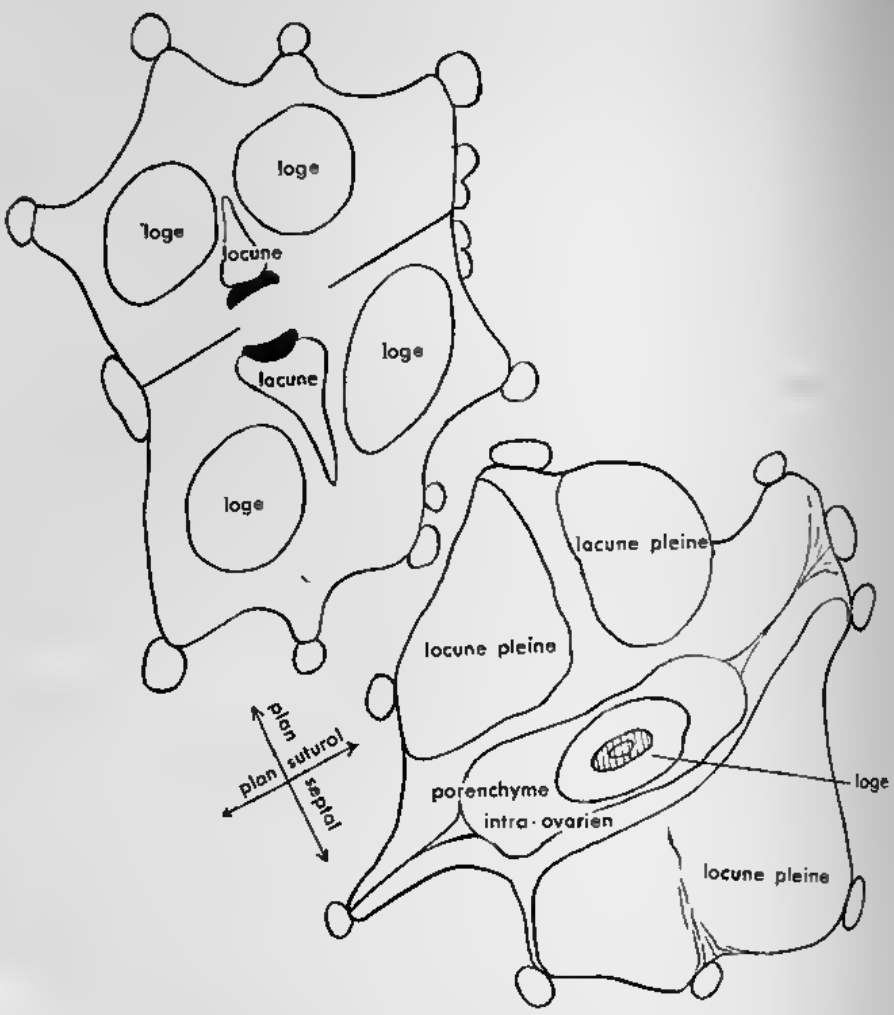


fig. 56 et 57

FIG. 56 et 57. — *Pterocarya stenoptera* DC., 56, section transversale dans une fleur ♀, à un niveau inférieur à l'insertion ovulaire ; les deux cordons placentaires ont été représentés en noir ; deux lacunes occupent la cloison primaire. 57, *idem*, un peu au-dessus de l'insertion ovulaire ; la cloison primaire s'efface et la paroi de la coque très épaisse renferme un parenchyme de type lacuneux ; la loge assez réduite est elle-même partiellement occupée par un même parenchyme de remplissage (parenchyme intraovarien).

place on observe non plus seulement les quatre aires parenchymateuses habituelles, formées comme toujours de grandes cellules à parois fines, mais encore deux aires parenchymateuses de même nature occupant la région centrale séparées l'une de l'autre par le plan sutural et

Source : MNHN, Paris

les cordons placentaires. Ce sont des *lacunes septales*, remplies de parenchyme, lacunes dont le contour à l'intérieur de la cloison primaire se marquera encore plus nettement plus haut, quand les cordons soudés deux à deux s'écartent de part et d'autre du plan sutural (fig. 56). Mais nous sommes encore au niveau infra-ovulaire, chaque cordon est tangentiel à une lacune, du côté intérieur de celle-ci. Puis, de plus en plus les lacunes s'éloignent vers la périphérie en se rétrécissant. Bientôt c'est le niveau d'insertion ovulaire. La cloison secondaire s'efface faisant place à du parenchyme lâche. D'autres aires avec un même type de parenchyme apparaissent, dans les parois cette fois, de part et d'autre des commissures (fig. 57). Le funicule se forme au centre. Le parenchyme des lacunes s'étend de plus en plus dans les parois qui sont devenues extrêmement épaisses. Dans le fruit adulte ce parenchyme ne se désintégrera que partiellement et les lacunes seront à contours mal définis. Le parenchyme des loges est exempt d'oursins d'oxalate de calcium, abondants ailleurs, notamment dans les parties de l'ovaire qui évoluent vers la sclérification et dont les cellules subissent des étirements considérables, et quelque peu serpentiformes. Chez *P. stenoptera* l'ovaire parfaitement uniloculaire au-dessus du niveau d'insertion ovulaire ne comporte plus, à proprement parler, de cloison, mais une paroi très volumineuse et lacuneuse, à lacunes pleines (fig. 57).

Etude d'une inflorescence ♀ chez Pterocarya stenoptera.

La chance nous a été donnée de récolter, sur l'arbre cultivé au Jardin des Plantes de Paris, un chaton constitué pour les trois quarts de fleurs ♀ et pour un quart de fleurs ♂, ces dernières occupant le sommet du rachis. C'est là une production intéressante, peut-être rare, et dont nous avons tiré plusieurs enseignements.

Les fleurs ♀ sont parfaitement constituées et comportent généralement 4 étamines, rarement 3 ou 5.

Vers la base du quart supérieur du rachis, le pistil, *quand il est présent*, ne dépasse pas le stade de pistillode, et alors les étamines se forment en beaucoup plus grand nombre (8-9).

Les fleurs ♀ ont la formule suivante : 1 B + 2 b + 4 S + 4 E + 2 C.

Au-delà des fleurs ♀, en se rapprochant du sommet de l'inflorescence, une réduction brusque se produit, touchant certaines parties de la fleur. Les bractéoles restent à l'état d'ébauches, puis disparaissent (fig. 58). Cette transformation s'accompagne d'une contraction des cycles : chez les fleurs ♀ la bractée est insérée sur le rachis à un niveau nettement inférieur par rapport aux deux larges bractéoles, si bien qu'il n'y a aucune difficulté à identifier ces dernières ; par contre, ici, l'accélération est telle que bractées et ébauches bractéolaires s'insèrent au même niveau. Il y a alors 1 bractée, 4 sépales, un assez grand nombre d'étamines, 1 pistillode. Vers le sommet de l'inflo-

Source : MNHN, Paris

rescence il n'y a plus de pistillode, plus même de sépale postérieur. La formule devient : 1 B + 3 S + 8-9 E ; c'est une fleur ♂ typique (fig. 58). Les deux sépales latéraux ont alors, par rapport au sépale antérieur, la position initiale des deux bractéoles. C'est une sorte d'« évolution en apirale » qui amène ce stade dérivé, où deux sépales « simulent » deux bractéoles disparues, à se présenter, en quelque mesure, comme une étape antérieure moins réduite.

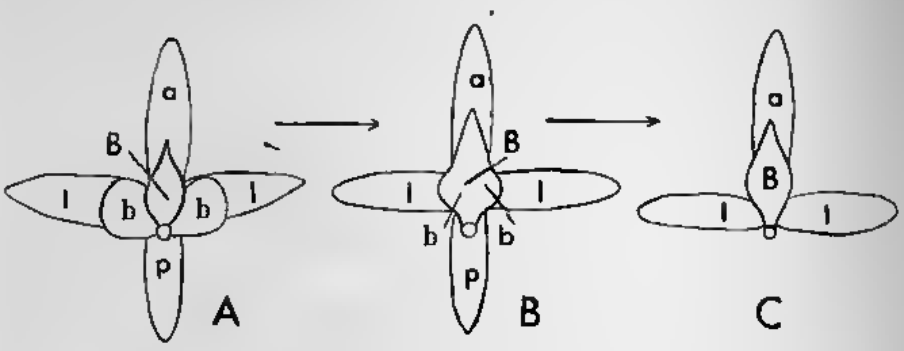


fig. 58

FIG. 58. — Evolution de l'enveloppe florale chez *P. stenoptera*. Les fleurs représentées ici sont vues du dessous. On passe sur une même inflorescence du type A, celui des fleurs ♀ au type B, puis au type C, celui des fleurs ♂. En A il y a une bractée (B), un peu au-dessus deux bractéoles (b), puis quatre sépales (un antérieur a, un postérieur p, deux latéraux l). En B les bractéoles très réduites font presque corps avec la bractée. En C, les bractéoles ne sont plus décelables, le sépale postérieur a disparu : c'est l'enveloppe florale typique des fleurs ♂, et les sépales y ont été pris souvent pour les deux bractéoles.

Cette vue ne se trouve pas en accord avec celle Manning qui considère les bractéoles comme toujours présentes dans la fleur ♂ de *Pterocarya*. Pour ce cas au moins le problème de la valeur morphologique des lobes floraux parait cependant résolu. Pour l'espèce en cause, et selon toute vraisemblance pour le genre (1), l'évolution se fait par réduction et suppression des bractéoles, puis du sépale postérieur, les sépales latéraux simulant les bractéoles et la fleur pouvant apparaitre alors comme ne comportant, en tant que sépale, que le seul sépale antérieur (2). Parfois le sépale postérieur se maintient.

L'un des caractères les plus frappants de la fleur ♀ est qu'un hiatus soit introduit entre le devenir de la bractée et celui des bractéoles, une rupture de liaison, au cours du développement post-floral : la bractée ne prend aucune part à la constitution du fruit alors que les bractéoles y prennent une part majeure.

---

(1) Nous avons observé chez *P. fraxinifolia* une fleur ♂ anormale à la base d'une inflorescence ♀. Elle se présentait exactement comme une fleur ♀ avec les différences suivantes : le pistil y était remplacé par des étamines bien constituées ; les 2 bractéoles y étaient rudimentaires. La formule était : 1 B + 4 S + 11 E. Il faudra cependant de nouvelles observations encore pour que ces observations puissent être considérées comme généralisables avec certitude.

(2) Il y a peut-être là les éléments d'un jugement valable pour *Carya*.

Source : MNHN, Paris

Dans la fleur ♂, nous venons de le voir, les bractéoles ont disparu, souvent aussi le sépale postérieur. On peut penser, d'après ces observations, que la bractée toujours présente, n'est pas fonctionnellement liée au sexe ; que les bractéoles sont, en quelque mesure, liées à la sexualisation, non à la bractée. Lorsqu'un pistil se forme (fleurs ♀),

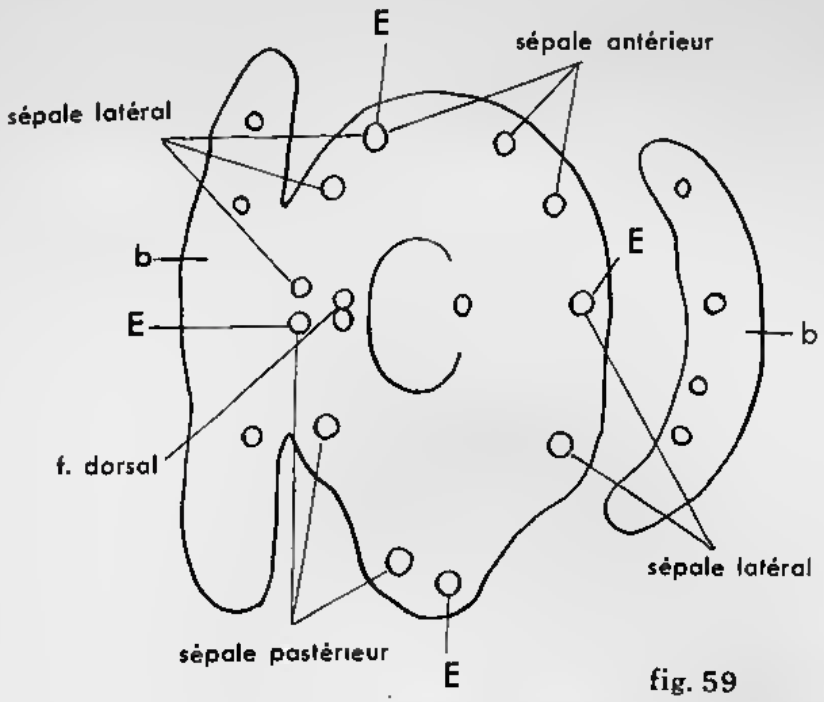


fig. 59

Fig. 59. — Schéma d'une fleur ♀ unicarpellée de *P. stenoptera*, d'après une coupe transversale passant au-dessous de l'insertion ovulaire.

même en présence d'étamines (fleurs ♀) les bractéoles se développent. L'accrescence des bractéoles paraît être directement sous la dépendance du stade post-floral de la sexualisation ♀. La formation même des bractéoles relève de la sexualisation ♀, dans des conditions qui restent à déterminer, indépendamment des phénomènes de pollinisation et de fécondation.

Fleur ♀ bicarpellée (fig. 60) ; Pl. XVII, 41). — Une série de coupes dans une fleur ♀ bicarpellée de *P. stenoptera* montre qu'en dehors de la présence d'étamines rien de spécial morphologiquement ne caractérise cette fleur. On y observe un ovule bien constitué, avec un beau sac embryonnaire. La formule florale est : 1 B + 2 b + 4 S + 4 E + 2 C. Le sépale antérieur se distingue dans la fleur en cause par le fait qu'il est unifascilué, les autres sépales étant trifasciculés. Les raccords des faisceaux staminaux avec les faisceaux-support de la fleur se présentent ainsi : on a 1 + 3 + 3 + 3, soit 10 faisceaux sépalaires ; les

Source : MNHN, Paris

étamines (Pl. XVII, 4t) alternent avec les sépales ; l'une d'entre elles a son faisceau lié au faisceau du sépale antérieur, les autres étamines sont liées par leur faisceau aux faisceaux latéraux des sépales latéraux (fig. 60) ou du sépale postérieur (fig. 59 il s'agit ici d'une fleur 1-carpellée). Parfois trois faisceaux, un staminal et deux sépalaires, proviennent d'un même faisceau (fig. 59). Parfois aussi il n'y a pas de liaison entre faisceau staminal et faisceaux sépalaires (fig. 59). Les potentialités morphologiques sont telles à cet égard que le jeu du hasard intervient largement dans les réalisations.

Fleur ♀ unicarpellée (fig. 59 ; Pl. XVII, 42). — C'est une fleur semblable à la précédente, avec 4 étamines alternant avec 4 sépales. Le fait qu'un seul carpelle se soit développé est un caractère, sinon rare, du moins intéressant. On voit que dans ce cas le faisceau dorsal, lié au carpelle manquant, fait également défaut. Le faisceau placentaire est localisé dans la paroi ventrale de l'unique carpelle, qui est ici nécessairement un carpelle fermé.

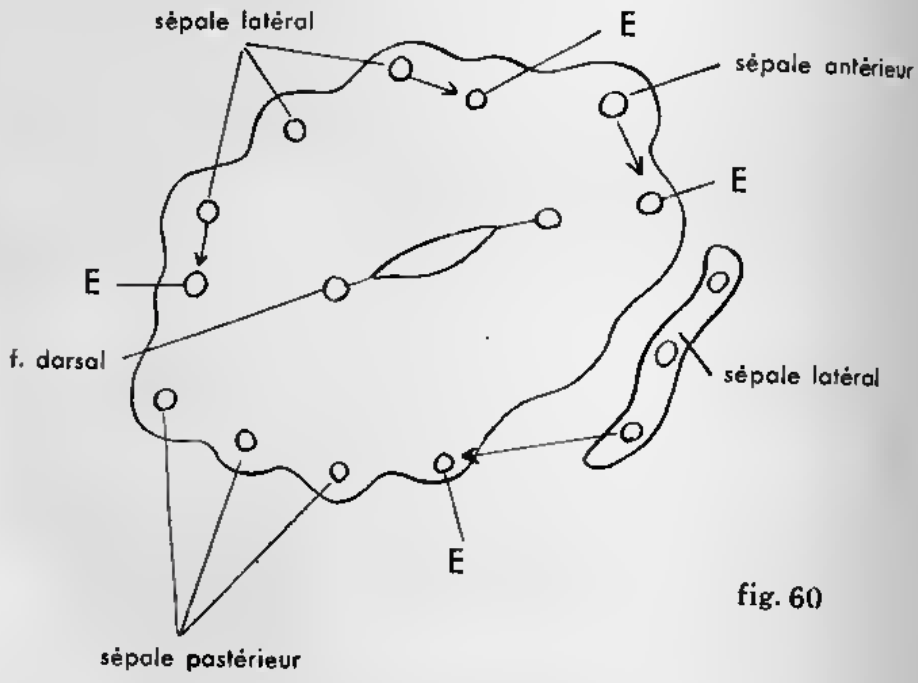


fig. 60

Fig. 60. — Schéma montrant l'origine des faisceaux staminaux dans une fleur ♀ bicarpellée de *P. stenoptera* (coupe transversale).

B. — Morphogenèse et Histogenèse du gynécée.

Portons ici, comme pour *Juglans*, notre attention sur le fonctionnement des méristèmes et l'histogenèse dans l'édification intérieure de l'ovaire. C'est en temps normal, sous le climat de Paris vers la troisiè-

Source : MNHN, Paris

me semaine d'avril qu'une fleur de *P. fraxinifolia*, espèce que nous allons considérer, peut se trouver au stade recherché des ébauches carpellaires. Notons que, bien entendu, à un moment donné se trouve sur un même arbre, dans une même inflorescence une assez grande diversité de stades. Le 21 avril 1951 nous avons récolté un certain nombre de fleurs ♀ qui, toutes, avaient encore une cavité ovarienne ouverte, et donc communiquant librement avec l'extérieur. Précisons l'un de ces stades (fig. 61 ; Pl. XVIII, 43, 44 ; Pl. XIX, 45) : les carpelles atteignent en hauteur le niveau apical des lobes sépalaires, l'involucre étant réduit à sa partie concrescente avec l'ovaire (fig. 61).

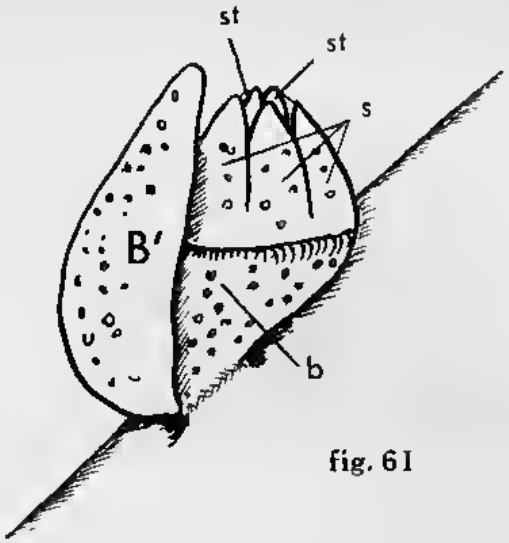


fig. 61

FIG. 61. — Jeune fleur ♀ de *P. fraxinifolia* cueillie le 12-4-1952 à Paris : 1 B + 2 b + 4 S + 2 st. Noter l'importance des sépales. st = stigmates.

Il y a des traces de tissu conducteur dans la bractée, dans la partie bractéolaire ; dans les sépales, non dans les carpelles. Toutes ces traces sont en continuité avec les tissus vasculaires de la base florale. On observe déjà des trachées bien différenciées dans la bractée, et aussi selon le degré d'avancement, dans les bractéoles et même dans les sépales. Mais il est très difficile d'en préciser le sens de différenciation, fait que nous considérons d'ailleurs comme secondaire.

Un dôme méristématique, du type déjà vu chez *Juglans* et chez *Carya*, occupe la base de la cavité ovarienne (Pl. XVIII, 43, 44). L'ensemble de ce dôme est une masse méristématique en liaison avec les régions méristématiques adaxiales des primordiums carpellaires. L'assise cellulaire externe ne présente pas, généralement, de cloisons périclines, par contre on en remarque quelques-unes dans la deuxième assise. Les deux assises se distinguent relativement au reste par leur protoplasme plus dense, plus chromophile. Dans la partie interne du dôme les divisions cellulaires se font dans tous les sens.

Source : MNHN, Paris

A ce stade le caractère le plus frappant est comme chez *Juglans* (Pl. III, 5 et 6) l'énorme volume du tissu réceptaculaire. Rien de fondamental ne permet de différencier le parenchyme réceptaculaire de celui des pièces appendiculaires : bractée, bractéoles, sépales, carpelles. Rien n'autorise à maintenir une distinction entre partie caulinaire et parties foliaires. La pousse florale ainsi réalisée est une image nouvelle, d'un aspect surprenant par rapport à ce qu'est la pousse végétative. L'unité de l'ensemble est frappante et nous demandons à nos objecteurs de nous tracer des limites, de nous montrer des faits. Nous ne voyons pas, quant à nous, de différenciations essentielles à l'intérieur de cet ensemble floral. Certes le caractère caulinaire du dôme apical ne saurait être sérieusement contesté du point de vue ontogénétique, mais pourquoi ce caractère serait-il seulement réduit à cette partie. Pourquoi le parenchyme réceptaculaire situé au-dessous de ce méristème serait-il caulinaire, et foliaire le parenchyme situé sous les carpelles, alors qu'aucune distinction morphologique ne peut les séparer l'un de l'autre. Ce n'est que par une vue de l'esprit qu'une telle démarcation peut être posée, sans que rien y corresponde concrètement. La vérité, c'est que chez *Pterocarya*, comme chez *Carya* ou chez *Juglans*, l'arrêt de croissance de la pousse florale est associé avec l'extension du réceptacle en volume et en surface, ce qui permet l'édification des pièces appendiculaires. Une « croissance torale » se manifeste, dès les stades précoces, et fait que le réceptacle se trouve relevé en urne, mais au-dessus du niveau de la bractée, laquelle reste basale. Chez *Juglans* (Pl. III, 8) la même croissance torale porte sous le sinus de la bractée qui se trouve ainsi surélevée comme les sépales. C'est en somme un simple phénomène de croissance qui, suivant la zone où il intervient, détermine telle ou telle forme florale. Chez *Pterocarya* la zone d'initiation de la croissance torale se situe à un niveau plus élevé que chez *Juglans*.

La fleur résulte d'un jeu complexe de processus de croissance, arrêts de croissance, croissances intercalaires, différentielles. Les concrescences résultent du fait qu'au niveau où on les observe une « croissance torale » s'est manifestée intéressant la partie commune sous-jacente aux pièces dites concrescentes.

On notera, en passant, que les deux sépales externes sont dans le plan des carpelles, les deux internes dans le plan intercarpellaire ; ce qui semble normal du point de vue phyllotaxique (1). Un mode de croissance particulier des bractéoles montre que, si la bractée s'est accrue normalement, les bractéoles « concrescentes » avec les tissus intérieurs jusqu'au niveau du mamelon apical ne présentent, là où s'observeront les ailes, qu'un bourrelet peu développé.

Par la suite, l'ontogenèse de la fleur rappelle souvent d'assez près celle étudiée chez *Juglans*. Le premier stade important maintenant est

(1) En vérité il y aurait lieu de tenir compte du fait que si des étamines sont présentes, le rapport des positions relève sans doute d'une disposition plus complexe.

Source : MNHN, Paris

celui de la constitution des deux sinus loculaires, puis des quatre sinus, quand la paroi secondaire se forme (Pl. XIX, 46). Notons cette particularité intéressante que, très souvent, c'est suivant un plan diagonal que se trouve orientée la cloison primaire, les carpelles n'étant alors ni antéro-postérieurs comme chez *Juglans*, ni latéraux comme chez *Carya*, mais obliques (Pl. XIX, 46). Souvent aussi ils sont soit latéraux, soit antéro-postérieurs. Les sinus bordés d'une assise de type « protodermique » (laquelle prolonge l'assise externe du mamelon central) qui s'élargie en aires assez épaisses vers leurs confins, représentent vraiment, à ces stades jeunes, un vide dont la largeur peut être de l'ordre du diamètre d'une cellule parenchymateuse. Le tégument se remarque sous forme d'un croissant ou de deux tanguettes. Un étroit canal libre fait communiquer la cavité ovarienne avec l'atmospbère.

Dès les stades ultérieurs il devient difficile, parfois, notamment au niveau de l'ovule, de se prononcer sur l'origine du tissu de remplissage. L'hypothèse de soudures entre ce tissu et les tissus internes de la paroi n'est pas à exclure. C'est d'ailleurs un fait d'intérêt secondaire. La cavité ovarienne d'une fleur adulte est occupée par un parenchyme de remplissage émanant des cloisons et de la paroi, parenchyme qui entoure étroitement l'ovule au moment de la fécondation (Pl. XIV, 35). Le canal stylaire est alors complètement fermé. La bractée, si importante initialement, n'a pas poursuivi sa croissance. Par contre, les bractéoles ont pris une grande extension qui va se poursuivre : fait, encore, de croissance secondaire. L'édification de l'ovaire et de l'ovule n'offre pas de particularités spéciales par rapport à *Juglans*.

Résumé et Conclusions.

L'étude du genre *Pterocarya* nous apporte un certain nombre de résultats intéressants, sans pour autant bouleverser ou même modifier sensiblement nos connaissances acquises. Les mêmes problèmes généraux se posent ici, et de la même façon, que ceux déjà vus au sujet de *Juglans* et de *Carya*. Nous n'en reprendrons pas ici l'exposé. Si, du point de vue de la classification et de la phylogénétique, nous avons réuni sans hésitation *Juglans*, *Carya*, *Annamocarya* nous rencontrons avec *Pterocarya* un type franchement distinct. Certes le plan structural reste le même et les affinités certaines, beaucoup plus étroites d'ailleurs avec *Juglans* qu'avec *Carya*. Mais plusieurs caractères, et non des moindres, sont nouveaux.

Les affinités avec *Juglans* se marquent surtout par la disposition valvaire (= suturale) des stigmates, l'absence de faisceaux stigmatiques commissuraux, la forme des stigmates et des faisceaux dorsaux, la structure non-cupulaire de l'involucre où ne s'observe pas de récurrence vasculaire de grande amplitude (on pourrait ajouter aussi la structure du bois secondaire).

Parmi les caractères différentiels relevons : l'orientation variable

Source : MNHN, Paris

des carpelles qui peuvent être médians, obliques ou latéraux ; la forme de l'involucre dont les bractéoles sont accrescentes et dont la destinée indépendante de celle de la bractée est conditionnée par le sexe ♂ ou ♀ de la fleur ; l'accroissement relativement faible du fruit, et sa dissymétrie accentuée ; la forme tabulaire de la cloison primaire dans une espéce. Ce dernier caractére nous permettra de considérer le genre *Pterocarya* comme un chainon, du point de vue typologique, entre *Engelhardtia* et *Juglans*, de le classer dans la sous-famille des Oreomunnoidées. C'est un exemple de caractère mineur qui, de par sa spécificité á un groupe, prend une valeur spéciale.

D'autre part, nous avons étudié des fleurs anormales : ♀ et bicarpellées ou unicarpellées. Dans ces dernières la présence d'un seul carpelle et du seul faisceau dorsal qui lui est associé montre qu'il y a liaison entre ces deux parties : la suppression de l'un entraîne celle de l'autre. Des observations tératologiques ont montré que la fleur ♂ de *P. stenoptera* se compose, dans son involucre, de 1 bractée et de 3 sépales.

Source . MNHN, Paris

§ 2. — Genre *Alfaroa* Standl.

(*A. costaricensis* Standl.).

Le genre *Alfaroa* (1) a été décrit en 1927 par le grand explorateur de l'Amérique centrale, le botaniste STANDLEY, d'après ses propres récoltes (n° 33.620) faites en 1924 dans les montagnes humides de la province de Cartago, au Costa-Rica. Il existe actuellement toute une série d'échantillons de ce genre, provenant de la même région du Costa-Rica, et conservés dans l'Herbier National des Etats-Unis. Malheureusement il ne semble pas que des doubles en aient été distribués dans les grands Herbiers européens (2).

Lorsqu'il trouva cet arbre en fleurs dans les montagnes costaricaines STANDLEY pensa qu'il s'agissait d'un *Engelhardtia* de la section *Oreomunnea*, et ce n'est qu'au cours d'un voyage ultérieur dans la même région que, rencontrant la plante en fruits il fut vivement étonné des caractères de ceux-ci, très éloignés apparemment de ceux d'*Oreomunnea* :

« ... a great surprise for they were not all those of *Oreomunnea*, but rather miniature walnuts ».

STANDLEY considéra dès lors *Alfaroa* comme un proche parent de *Juglans* tout en notant cependant des différences importantes dans la disposition des inflorescences et la forme des feuilles. Celles-ci sont en effet généralement opposées et paripennées chez *Alfaroa*. L'étude suivante montrera que les dissemblances entre *Juglans* et *Alfaroa* sont beaucoup plus considérables que ne le pensait initialement STANDLEY (3).

---

(1) Dédié à Anastasio ALFARO, Directeur du Muséum Nat. du Costa-Rica.

(2) Celui de Londres mis à part. Sur notre demande Mr A.C. SMITH (Washington) a bien voulu nous envoyer, prélevées sur plusieurs specimens, quelques fleurs ♀. Sir Edward SALISBURY (Kew) nous a, d'autre part, envoyé en communication une part d'herbier comprenant une feuille et quelques fruits.

De nouvelles récoltes de cette plante ont été faites au Costa-Rica, en 1940, par le Dr SKUTCH. Récemment (Jorge LEON, 1953), on a décrit une deuxième espèce d'*Alfaroa* (*A. Manningii*), vivant dans les montagnes du Costa-Rica.

(3) La morphologie externe d'*Alfaroa costaricensis* a fait l'objet d'une étude importante due à MANNING et publiée en 1949. Ce travail qui n'est venu à notre connaissance que tardivement nous apprend un certain nombre de faits nouveaux fort intéressants. D'abord au sujet de l'aire de dispersion : les différentes localités du Costa-Rica mises à part, le genre se retrouve dans l'ouest et le centre du Guatemala, dans l'ouest du Panama.

Du point de vue morphologique nous apprenons que l'involucre, généralement restreint à une bractée 3-lobée, peut dans certains cas se prolonger en une enveloppe involucrale complète, du côté adaxial (*a minute bracteolar rim around the base of the ovary connected with the side lobes of the bract*). Ce caractère exceptionnel établit la liaison entre *Alfaroa* et *Oreomunnea*. Nous apprenons que la noix d'*Alfaroa* est loculicide (déhiscence suivant la cloison secondaire) et qu'il y a un cotylédon dans chaque valve (non carpelle) (comme chez *Juglans*, *Carya*...). La noix est faussement 8-loculaire dans sa moitié inférieure, 4-loculaire près du sommet, 1-loculaire au sommet.

Source : MNHN, Paris

Appareil reproducteur (fig. 62).

Inflorescences : terminales, ♂ et composées de nombreux épis, ou mixtes et alors avec épis ♀ terminal, épis ♂ réduits à la base. On trouve un même type d'inflorescence chez *Engelhardtia*.

Fleurs ♀ : sessiles, nombreuses ; involucre persistant non accrescent, réduit à la partie abaxiale 3-lobée, libre ; périanthe profondément 4-lobé, parfois 5-lobé, à lobes persistants au sommet du fruit ; stigmates 2, subglobuleux, verruqueux, médians et valvaires, carpelles 2, médians, péricarpe mince, indébiscent.

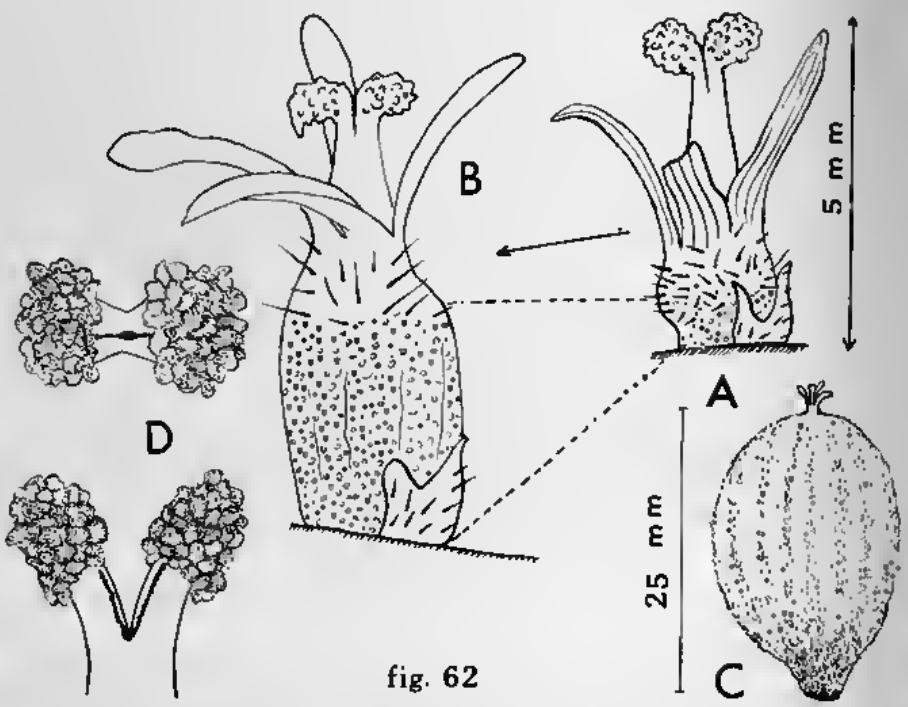


fig. 62

FIG. 62. — *Alfaroa costaricensis* Standl. A, jeune fleur. B, fleur plus âgée. Les lignes en tirets indiquent la partie de la fleur qui s'est accrue au cours du développement du fruit. C, fruit. En ce qui concerne A et B le plan antéro-postérieur coïncide avec le plan de la page : on voit ainsi que les stigmates sont médians. D, stigmates (à un fort grossissement) vus du dessus et de côté. L'éclaircissement par la potasse a permis de représenter en A la trinervation des sépales.

MANNING considère l'involucre comme constitué d'une bractée 3-lobée. Il peut s'agir aussi d'une bractée non lobée et flanquée de 2 bractéoles. La partie bractéolaire adaxiale, le « mésoprophyllum » de NAGEL (désignant ainsi les lobes adaxiaux d'*Engelhardtia*) fait ici défaut. La formule florale serait : 1 B (+ 2 b) + 4 S + 2 C.

Fleurs ♂ : non vues. MANNING les décrit avec une bractée 3-lobée comme les fleurs ♀ ; 2 bractéoles, 2-3-4 sépales, 6-10 étamines. La fleur ♂ présente parfois un pistillode.

Source : MNHN, Paris

Fruit : peut atteindre 2,5 cm de longueur, ce qui est de beaucoup supérieur à la taille du fruit d'*Oreomunnea*, lequel est déjà considérablement plus gros que ceux d'*Engelhardtia*. Par les dimensions de son fruit *Alfaroa* se rapproche de *Juglans* et de *Carya*. Il est obovale-pyriforme et nettement oblong. Les stigmates, les sépales et l'involucre non-accrescent y sont marcescents. Son architecture interne, extrêmement complexe, fera l'objet d'une analyse spéciale.

Anatomie et Histologie de la fleur ♀.

L'étude suivante portant sur la structure de la fleur ♀ sera bien incomplète. Nous n'avons pu, en effet, nous procurer qu'un matériel très insuffisant composé seulement de fleurs d'herbier. Dans ces conditions nous avons parfois été contraint de faire état iconographique de préparations « peu présentables », déchirées ou plissées, mais que la rareté du matériel nous interdisait de refaire. De plus, il nous a fallu laisser de côté un certain nombre de points encore peu clairs ou même énigmatiques, d'ordre anatomique ou ontogénétique. La morphogenèse de la fleur ♀ d'*Alfaroa* et du fruit reste un objet d'études passionnantes à entreprendre dès qu'on le pourra.

Le fait cependant d'avoir pu disposer de trois stades de développement, savoir une fleur de 5 mm de longueur, une fleur de 6,5 mm, un fruit adulte, a été pour nous d'une énorme importance, et nous a permis certaines interpolations assez solidement fondées. Nous allons nous attacher successivement à la présentation de ces trois stades.

Etude d'une fleur ♀ de 4-5 mm *de longueur.* — Au stade où le diamètre de la fleur est d'environ 2 mm (Pl. XX, 48) les placentas, le tégument et le nucelle sont bien constitués. Ce n'est cependant que dans une fleur plus âgée que certaines cloisons pourront être étudiées.

A son insertion sur le rachis, au-dessous de l'involucre la stèle florale, très courte puisque la fleur est sessile, se présente en coupe transversale sous la forme d'un anneau plus ou moins discontinu de petits îlots de tissu conducteur avec de belles trachées. Un parenchyme périphérique, localisé du côté postérieur, se distingue par ses grandes cellules à parois minces et irrégulières-plissées : c'est un tissu relevant du rachis. Du côté antérieur un parenchyme cortical, à cellules plus réduites à parois rigides et un peu plus épaisses présente de nombreuses divisions de recloisonnement dans les parties voisines de l'épiderme : divisions surtout anticlines dans la couche subépidermique, anticlines, périclines et obliques dans les couches sous-jacentes. Ces recloisonnements indiquent une croissance active. Histologiquement dès l'extrême base de la fleur, alors qu'aucun changement ne touche encore le système conducteur on observe donc une différenciation du parenchyme du côté abaxial : c'est déjà le soubassement involucral. Des cellules sclérifiées forment une bande périlibérienne avec indentations profondes dans la stèle. Une sclérification de même type

Source : MNHN, Paris

marque un certain nombre de cellules de la moelle, notamment sur la périphérie de celle-ci : dernières manifestations du rachis. Au fur et à mesure qu'on s'élève le parenchyme adaxial à grandes cellules se réduit et finit par disparaître, faisant place aux tissus floraux, en même temps que progressivement se dissolvent les plages sclérifiées médullaires et corticales.

On décèle bientôt certains mouvements dans le dessin de la stèle qui annoncent l'apparition de traces involucrales distinctes. La trace trilacunaire et trifasciculée de l'involucre s'individualise (Pl. XXI, 49). Il reste encore quelque portion du parenchyme adaxial initial (e). On voit bien la forme extérieure de l'involucre trilobé, du côté abaxial, ainsi que la disposition des 3 traces (i). Le soubassement involucral embrasse à peu près une bonne moitié du tour de la fleur. Il est difficile de déchiffrer les remaniements qui se produisent vers le niveau de jonction de la stèle et des traces involucrales. On peut noter spécialement que certains petits faisceaux latéraux (a, a'), unis d'abord, n'ont pas tardé à se disjoindre (Pl. XXI, 49). Ils vont se ressouder plus haut (Pl. XXI, 50 ; Pl. XXV, 57) et constituer, avec un troisième petit faisceau latéral contigu (b) un seul groupe fasciculaire latéral, complexe (A). Des phénomènes du même genre s'observent sur l'autre partie de la stèle située dans le même plan transverse. La libération parenchymateuse des lobes involucraux s'ébauche (Pl. XXI, 50) et les traces vasculaires (i) s'y présentent obliquement. Au sud du plan médian-horizontal, à droite, deux faisceaux (P'_2 et N'_2) dont l'un (P'_2) se déplace vers l'intérieur sont séparés de A par une lacune. Au nord du même plan les faisceaux homologues de A (c et c') sont séparés par une lacune involucrale.

Un peu plus haut (Pl. XXII, 51) le lobe involucral médian reste seul attaché au corps floral. Les faisceaux c-c' se sont rapprochés l'un de l'autre, effaçant presque la lacune intermédiaire et constituant le faisceau complexe C homologue de A. Notons que quoique homologues les faisceaux A et C ne résultent pas d'un processus de formation tout à fait identique. En particulier la lacune de la trace involucrale sud ne se situe pas entre a et a', mais à l'ouest de a. Ce serait une erreur d'assigner une valeur très précise à chacun des faisceaux de la stèle initiale, une sorte de prédétermination. En réalité la construction florale se fait avec une certaine marge d'indétermination. Revenons à notre description. La lacune antérieure de la trace involucrale médiane s'estompe par rapprochement des ailes fasciculaires pour constituer le faisceau complexe B, lequel a son homologue postérieur B_1. Là encore, du fait qu'il n'y a pas de trace involucrale postérieure, il y a homologie mais non analogie. Des faisceaux homologues de P'_2 peuvent déjà être repérés dans la stèle : nous les désignons par la lettre P, ou plus précisément par P_1, P_2, P'_1, P'_2. Environ 40 µ au-dessus (Pl. XXII, 52) aucune liaison des lobes involucraux et du corps floral ne subsiste. Les faisceaux P commencent à se détacher franchement de la stèle. On voit, sur notre cliché, que l'un d'entre eux (P'_1) y est

Source : MNHN, Paris

encore soudé. Les lacunes (1) interfasciculaires deviennent beaucoup plus importantes que précédemment. D'autre part, dans le plan antéro-postérieur deux dédoublements se sont produits, donnant naissance à deux faisceaux nouveaux, S-B, S_1-B_1. En dehors des 4 faisceaux internes p, plus ou moins éloignés de la stèle, l'ensemble se compose maintenant des faisceaux suivants : A et C dans le plan latéral (A se décompose en 3 parties : aa' contigus, b, à orientation plus ou moins inverse et faisant face aux précédents) ; B et B_1, S et S_1 dans le plan antéro-postérieur ; en alternance avec A, B-S, C, B_1-S_1 : N_1, N'_1, N'_2, N_2.

Notons les caractéristiques du processus de dédoublement B-S et B_1-S_1. Le faisceau S — et ce qui vaut pour S vaut aussi pour S_1 — avant son individualisation constitue la partie *médiane* du faisceau initial. B se reconstitue, après le départ de la trace, par rapprochement des deux ailes, exactement de la même façon que ce que nous avons vu se produire pour la trace involucrale. Pour simplifier (mais improprement) nous pouvons appeler S et S_1, faisceaux sépalaires, car ils vont rester inchangés jusqu'à leur émergence dans les sépales antéro-postérieurs. Quant aux faisceaux B et B_1 ce sont les dorsaux des carpelles et ils vont former les nervures médianes des stigmates. Faisceaux sépalaires antéro-postérieurs et faisceaux dorsaux médians sont donc isolés rapidement dans la partie inférieure de la fleur. Au niveau 4 (Pl. XXIII, 53) les choses sont sensiblement changées. On reconnaît les faisceaux précédemment dénombrés. Mais des différenciations tissulaires sont apparues qui se dessineront parfaitement plus haut : en effet les faisceaux p apparaissent soudainement, après un temps de parcours isolé de près de 200 μ, comme confondus littéralement dans des plages de tissus de couleur brun-sombre. Dès le niveau 5 (Pl. XXIII, 54), on compte 8 de ces aires sombres, distribuées autour du parenchyme de type médullaire occupant le centre de la fleur, séparées l'une de l'autre par les murs parenchymateux des cloisons antéro-postérieure et transverse d'une part, par les lames parenchymateuses, d'ailleurs peu distinctes, livrant passage aux faisceaux P, d'autre part. On note aussi certaines ramifications des faisceaux N et P. Plus haut (Pl. XXIV, 55) le dessin de l'ovaire devient parfaitement clair. Les faisceaux p se sont considérablement rapprochés deux à deux, sans toutefois se fusionner encore. Les deux paires ainsi formées P_2 P'_2 et P_1 P'_1 représentent les deux faisceaux placentaires de nature double déjà vus chez *Juglans, Carya* et *Pterocarya*. Les lames parenchymateuses diagonales marquant le trajet des faisceaux P se sont effacées : on distingue maintenant très nettement la paroi ovarienne (pa) formant 4 secteurs. On voit aussi un système conducteur, né des ramifications à partir des placentaires, des faisceaux N et aussi des faisceaux A et C. Ces derniers en effet de nature complexe libèrent leurs composants de type b, lesquels avec les branches issues de N et P constituent *le système ovarien périphérique* (v). Au niveau 7 (Pl. XXIV, 56), et sur

(1) Le terme de lacune, dans ce sens, veut dire absence de faisceaux conducteurs.

Source : MNHN, Paris

une certaine distance, un phénomène nouveau *semble* se manifester : c'est un enrichissement des faisceaux placentaires P aux dépens des faisceaux périphériques de l'ovaire situés dans le plan de la cloison primaire. C'est aussi le niveau de fusion des placentaires en deux cordons. Les placentaires sont maintenant dans la cloison primaire où ils viennent de déboucher, et c'est au dessus du niveau des cloisons diagonales. Il est donc naturel que, si des communications entre placentaires et réseau ovarien périphérique existent, ce soit à ce niveau qu'elles s'établissent. Les observations présentement relatées ne nous permettent pas d'affirmer catégoriquement que de tels échanges ont effectivement lieu mais nous en acquerrons la certitude dans notre étude sur les stades postérieurs. C'est aussitôt après le rapide mouvement de rapprochement des placentaires l'un vers l'autre, pour former un unique cordon de part et d'autre du plan médian, que la jonction avec le réseau périphérique semble se produire. Notre cliché (Pl. XXIV, 56) d'une coupe — dont nous nous excusons du mauvais état — à ce niveau laisse encore quelque doute sur la réalité des faits en question : il faudra réétudier ce point.

A partir de là les placentaires, sous forme de deux cordons complexes vont se rapprocher progressivement du centre de la fleur et constituer plus haut la stèle funiculaire. Parcourons 120 µ : nous sommes alors assez près de l'insertion ovulaire (Pl. XXV, 58). Le faisceau C se dédouble en C et S_2. Histologiquement les placentaires sont plongés dans un parenchyme homogène à cellules arrondies, mais dont certaines, dans les régions voisines des parois avariennes, subissent des transformations, notamment un étirement radial. Des coupes aux niveaux 9 et 10 (Pl. XXVI, 59, 60) montrent comment se découpe le funicule au sein de ce tissu qui reste d'autre part attaché à la paroi ovarienne. Jusqu'au niveau 9 aucun espace vide n'a été observé dans la fleur : au-dessous du funicule celle-ci est une masse pleine, ne présentant apparemment aucun sinus. Les deux cordons ou arcs placentaires se sont unis pour constituer la stèle funiculaire. Au niveau 10 le funicule est complètement isolé et la stèle pulvérisée en un grand nombre de faisceaux. Le parenchyme interne de l'ovaire, troué d'une grande lacune centrale, sensiblement carrée, représentant la cavité uniloculaire de l'ovaire, occupe un volume important. Du faisceau A va se séparer ultérieurement le faisceau S_3 — de la même façon que S_2 s'est détaché de C. Les coupes suivantes montrent que les faisceaux dorsaux (B, B_1) qui semblaient stables jusqu'à présent se mettent eux aussi à pourvoir le réseau périphérique de l'ovaire, et longtemps on voit des sorties marginales absorbées l'une après l'autre par le réseau en question. Les faisceaux C et A alimentent de même ce réseau. Bientôt C se scinde en deux faisceaux C' et C". Le faisceau A (après le départ de S_3) va se diviser en deux, et donner les faisceaux A' et A". Les sépalaires se ramifient : S donne 3 traces, N_2 se rapproche de S_3, N'1 et N_1 de S_2. Nous sommes maintenant (Pl. XXVII, 61) à environ 350 µ au-dessus du niveau 10. Le cycle sépalaire est constitué et seules quelques ramifications (r, Pl. XXVII) viendront ultérieurement en

Source : MNHN, Paris

modifier l'aspect. On distingue 3 faisceaux dans le soubassement du sépale antérieur, 2 dans le sépale postérieur, 3 dans chaque sépale latéral (N_1 — S_2 — N'_1 et N_2 — S_3 — N'_2) ; au total 11 faisceaux dans le cycle externe. La nervation des sépales antéro-postérieurs s'est faite par ramification des faisceaux S et S_1, celle des sépales latéraux par rapprochement des faisceaux voisins : les premiers auraient, dans ce cas, une trace unilacunaire, les seconds une trace trilacunaire, encore que ces termes paraissent ici quelque peu absurdes. D'autant plus que le processus de formation est assez variable : les nervures latérales des sépales antéro-postérieurs pouvant provenir de la division des faisceaux N. On constate que les faisceaux médians des sépales antéro-postérieurs s'individualisent en même temps que les faisceaux secondaires des sépales latéraux, et que plus tard, les faisceaux médians des sépales latéraux s'individualisent en même temps que les faisceaux secondaires des sépales antéro-postérieurs. C'est le niveau du plus grand diamètre de la fleur, qui s'est élargie considérablement. Tous les faisceaux B-B_1 — C', C" — A', A" approvisionnent abondamment le réseau périphérique de l'ovaire. Les connexions entre ces faisceaux et le réseau périphérique se voient parfaitement en coupe transversale comme en coupe longitudinale. Sur notre cliché (Pl. XXVII, 61) de petits faisceaux issus de C' C" vont s'épanouir dans le réseau v. Des faisceaux quittent B_1 et vont avoir la même destinée. Le réseau périphérique est extrêmement important. Les choses vont continuer ainsi très longtemps et ce n'est que beaucoup plus haut, à environ 700 µ, que les sépales vont émerger. Sur notre cliché (niveau 12, Pl. XXVIII, 62) le sépale postérieur est détaché. C'est l'extrême limite du réseau périphérique ovarien. Seuls subsistent 6 faisceaux : B, B_1, C', C", A', A". Un parenchyme remplit la cavité stylaire, au moins partiellement. Plus haut, à 250 µ de là, les faisceaux s'entourent d'un manchon sclérifié (Pl. XXVIII, 63). Nous donnons deux images (Pl. XXVIII, 64, 65) prises respectivement à 1 et 1,5 mm au-dessus du niveau précédent (celui de la Pl. XXII, 52). Au-delà, notre série de coupes s'étend encore sur environ 1 mm. Les stigmates médians sont innervés chacun par 3 faisceaux, B et B_1 constituant les dorsaux, A'-C' et A"-C" les marginaux. La gouttière stigmatique est très apparente.

Etude d'une fleur ♀ plus âgée, d'environ 6,5 mm de longueur. — Le même examen que celui dont nous venons de rendre compte, poursuivi maintenant sur une fleur plus âgée (Pl. XXIX et Pl. XXX) va nous apporter d'intéressantes précisions.

D'abord ces précisions concernent l'origine et la disposition des faisceaux du réseau périphérique de l'ovaire, situés dans le plan de la cloison primaire, faisceaux qui seraient partiellement placentaires ? Origine : ils proviennent des régions contiguës aux faisceaux A et C. Disposition : les coupes transversales (Pl. XXX, 68, 69, 70) montrent qu'ils se présentent de la même façon que les placentaires principaux p. Comme eux ils se ramifient, et envoient des branches latérales dans le réseau périphérique. Mais, là encore, les échanges entre eux et les

Source : MNHN, Paris

placentaires principaux ne sont pas nets. D'autre part, la question du processus de développement de la fleur s'éclaire considérablement. Les lames diagonales que traversent les placentaires, à peine ébauchées dans le premier cas, forment ici des murs parenchymateux comparables aux cloisons primaire et secondaire. La division, à ce niveau, en 8 aires remplies de parenchyme est très remarquable. Le parenchyme intraloculaire (Pl. XXX, 69) y est de couleur jaune et déjà en voie de désintégration. Plus on s'élève dans la fleur plus le parenchyme intraloculaire est vivant. Dans une coupe un peu au-dessous de la stèle funiculaire (Pl. XXX, 71), la cloison secondaire s'efface, le parenchyme intraloculaire — à cellules étirées radialement, et déjà plus ou moins déchirées — forme une aire de couleur claire, de part et d'autre de la cloison primaire, *non de couleur sombre comme dans les parties basales de la loge* : cela veut dire que ce sont les parties les plus éloignées du méristème apical (ou méristème ovulaire) qui se désintègrent les premières. On note, d'autre part, un remarquable caractère : en effet, une comparaison entre les coupes longitudinales de deux fleurs d'âges différents (Pl. XX, 48 ; Pl. XXIX, 66, 67) montre que le développement porte principalement sur la partie inférieure au niveau de la cavité ovarienne, sur la région inférieure aux soubassements parenchymateux des sépales, lesquels soubassements forment une proéminence bombée bien visible, non seulement en coupe (Pl. XXIX, 66, 67), mais dans une fleur à l'état naturel (fig. 62). Le contraste en coupe (Pl. XXIX, 66, 67) entre la partie supérieure de la fleur et la partie inférieure est saisissant. C'est dans cette partie supérieure que les faisceaux dorsaux médians se mettent à fonctionner dans l'approvisionnement du réseau ovarien périphérique. C'est dans cette partie supérieure que s'isolent les faisceaux stigmatiques latéraux, et que s'achève l'ossature vasculaire des sépales.

Fruit adulte.

Comparable par sa taille et sa forme extérieure (fig. 62) à une forte groseille à maquereau oblongue, le fruit d'*Alfaroa* peut évoquer aussi la noix pacane, mais il est recouvert de poils roux unicellulaires, enchevêtrés (1). Un examen plus attentif révèle la présence à la base du fruit d'un minuscule involucre trilobé, qui fait corps avec l'ensemble : ce seul caractère nous éloigne foncièrement des types *Juglans* et *Carya*, et l'on s'explique mal que certains auteurs aient pu grouper ensemble ces trois genres. L'apex forme une pointe effilée de ± 3 mm, portant 4 lobes sépalaires, pointe qui n'est autre que le style ± bifurqué, sorte de moignon à bipartition stigmatique indistincte. La persistance de la bractée à la base du fruit détaché permet d'orienter celui-ci par rapport au rachis de l'infructescence. Une coupe transversale montre que l'« exocarpe » charnu peut atteindre une épaisseur de

(1) Et aussi des poils glanduleux en étoile.

Source : MNHN, Paris

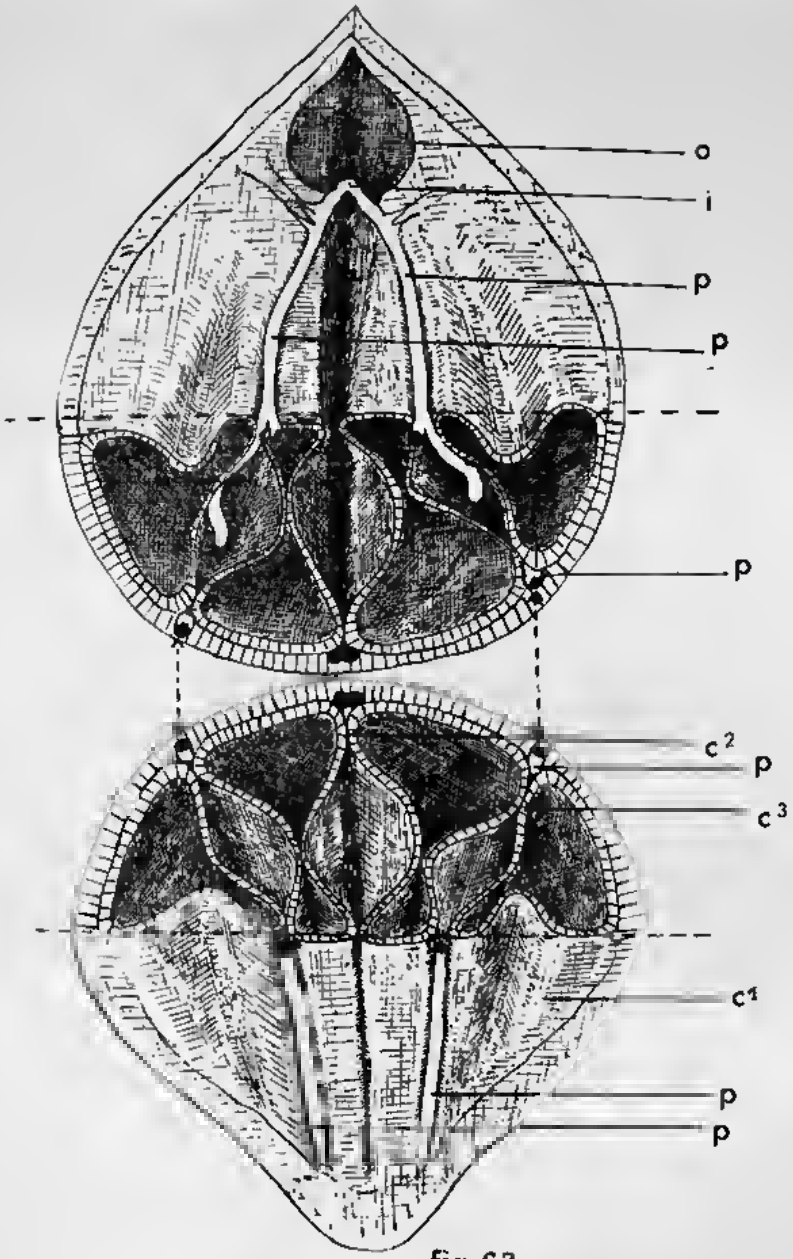


fig. 63

FIG. 63. — *Alfaroa* : Diagramme de la structure interne du fruit dont une moitié a été enlevée suivant le plan de la cloison primaire. La moitié figurée ici a été sectionnée transversalement vers le milieu et disposée de façon à montrer certains traits de l'organisation. Parmi les faisceaux, seuls les placentaires et les placentaires surnuméraires (dans le plan de la cloison primaire) y sont représentés, et les dorsaux médians. O, fenêtre septale ; i, insertion ovulaire ; p, faisceaux placentaires ; C_1, C_2, C_3, cloisons primaire, secondaire et tertiaire (diagramme établi d'après un fruit sec, et susceptible de révision après étude de fruits frais).

Source : MNHN, Paris

1 mm, ou un peu plus, l'endocarpe osseux étant encore plus réduit. A l'état frais c'est un fruit de consistance souple mais qui, à la dessiccation, du fait de l'importance des tissus spongieux, devient vite cassant.

Mais c'est l'architecture interne de ce fruit qui cause la plus vive surprise. La cavité ovarienne d'où le parenchyme interne a disparu est compartimentée en une multitude d'alvéole délimités par de fines parois. Aucune cloison bien formée, ni de type déjà vu. Rien, de prime abord, ne semble relier cette structure à ce que l'on connaît des Juglandacées si ce n'est, cependant, la partie uniloculaire où s'insère l'ovule. Mais on se demande comment le développement postfloral a pu conduire à cette construction. Faute de disposer d'un matériel suffisant, notamment de jeunes fruits et de fruits avec graine mûre, la coordination des faits n'a pu être que supposée avec une large part d'hypothèse. Nous ne saurions dire, par exemple, comment la graine se dispose par rapport aux loges et aux lacunes, comment se présente le fruit à l'état frais (1).

Nous avons fait un schéma théorique (fig. 63) qui nous semble valablement « styliser » la réalité, et qui a le grand avantage de nous rendre les faits facilement intelligibles.

On voit que les faisceaux placentaires *périphériques* (p) au nombre de 4 montent de la base jusqu'à un certain niveau avant de s'incurver tout à coup vers l'intérieur et parcourir suivant un trajet oblique ou subhorizontal un long espace. Parvenus assez près de l'axe du fruit ils font deux à deux leur jonction en même temps qu'ils fusionnent aussi avec des placentaires surnuméraires, subcentraux, qui montent directement de la base ; lesquels d'ailleurs n'existent pas toujours. Les deux cordons placentaires s'élèvent dans le plan transverse, sur une longue distance. Un peu avant d'arriver au niveau de l'insertion ovulaire on note la présence d'irradiations septales. Il est aisé après examen de la vascularisation de repérer les plans des cloisons primaire et secondaire : le premier travail consiste à orienter le fruit d'après ces plans. On est alors amené à penser que des cloisons diagonales recompartimentent chaque cavité loculaire en deux. Le type alvéolaire, tel qu'il se révèle d'après une coupe transversale, serait dû au fait que : 1) chaque cloison se clive tangentiellement en son milieu et sur toute sa surface ; 2) ensuite, des cavités se forment à l'intérieur même des cloisons par suite d'un écartement des deux couches de clivage de chaque cloison. Les cavités intraseptales seraient en fait des lacunes, et les autres cavités des subdivisions loculaires. Théoriquement il pourrait y avoir 8 lacunes et 16 subdivisions loculaires. Pratiquement, du fait de soudures, de décollements et d'arrachements, dus pour une bonne part au hasard, ces nombres ne sont jamais observés. Chez *Oreomunnea*, nous le verrons, où les lacunes intraseptales font défaut, on compte normalement 8 cavités loculaires.

On constate que jamais les placentaires n'empruntent la cloison

(1) Manning a apporté récemment sur ce point des éclaircissements (se reporter à la note infrapaginale p. 103).

Source : MNHN, Paris

secondaire pour se rendre au funicule. D'autre part, dans ce fruit extraordinaire, le volume loculaire est très inférieur au volume lacunaire — comme chez certains *Carya* fossiles. Dans la partie supérieure du fruit les loges communiquent entre elles et le fruit comme toujours devient uniloculaire.

Un problème est posé au sujet de la vascularisation : les placentaires surnuméraires sont assez proches de l'axe du fruit ; dans les fleurs étudiées ils étaient, semble-t-il, dans la cloison primaire, mais subpériphériques. Cela indique peut-être que la paroi primaire subit une extension radiale postérieure considérable, portant sur les parties externes par rapport aux placentaires surnuméraires. Mais un fait est certain, que révèle la structure du fruit, c'est la jonction des placentaires principaux et des placentaires surnuméraires dans la cloison primaire. Une étude ontogénétique précise reste à faire.

Résumé.

L'architecture étrange et déroutante de la fleur ♀ et du fruit d'*Alfaroa* dont l'étude a été ébauchée ci-dessus doit nous permettre cependant de progresser sensiblement dans notre connaissance de la fleur inférovariée, et singulièrement de la fleur de type juglandacéen. Mais les développements convenables à ce sujet ne seront donnés qu'ultérieurement quand nous aurons considéré les genres voisins *Oreomunnea* et *Engelhardtia*.

Voici, sous forme schématique, comment la structure de la fleur ♀ d'*Alfaroa* peut être présentée (fig. 64, 65) :

A la base, l'involucre trilobé a une trace trilacunaire et trifasciculée. La stèle constituée de faisceaux discontinus subit des remaniements qui aboutissent, après la libération de l'involucre, à une structure (fig. 64, a) où l'on voit : un cycle externe composé de 8 faisceaux ; un cycle interne composé aussi de 8 faisceaux au nombre desquels figurent les 2 faisceaux dorsaux médians, les 4 placentaires principaux, enfin les deux carpellaires latéraux complexes. Ces derniers se présentent déjà comme des placentaires, et ils ont en quelque sorte la même origine par rapport aux faisceaux latéraux externes A et C que les placentaires principaux par rapport aux dorsaux médians. Dans une coupe plus élevée (fig. 64, b) les placentaires principaux se sont rapprochés du plan radio-transversal, suivant un chemin parallèle au plan médian. Au-dessus (fig. 64, c) nous sommes au niveau des loges. Les placentaires principaux se trouvent séparés de l'extérieur par les loges. Ils ont suivi un trajet qui se trouvera, dans le fruit, inclus dans les cloisons tertiaires. L'une d'elles est encore visible au nord-ouest, à ce niveau, alors que les 3 autres ne le sont plus. Entre les loges, on voit la cloison primaire qui est transverse, et la cloison secondaire qui est médiane. Les placentaires principaux isolés de l'extérieur ont émis avant leur isolement des ramifications qui contribuent au réseau carpellaire péripbérique. Les faisceaux carpellaires latéraux qui se trouvent inclus dans la cloison primaire se désintègrent quelque peu

Source : MNHN, Paris

en envoyant des ramifications vers les placentaires ? et aussi vers le niveau carpellaire périphérique. Les faits ne sont cependant, là, pas très clairs. Mais l'observation des fruits montre qu'il y a bien des faisceaux montant directement dans la cloison primaire, et se fusionnant avec les placentaires : ils seraient donc aussi des faisceaux placentaires. Au-dessus de ce niveau (fig. 64, d) il y a invariablement 4 fais-

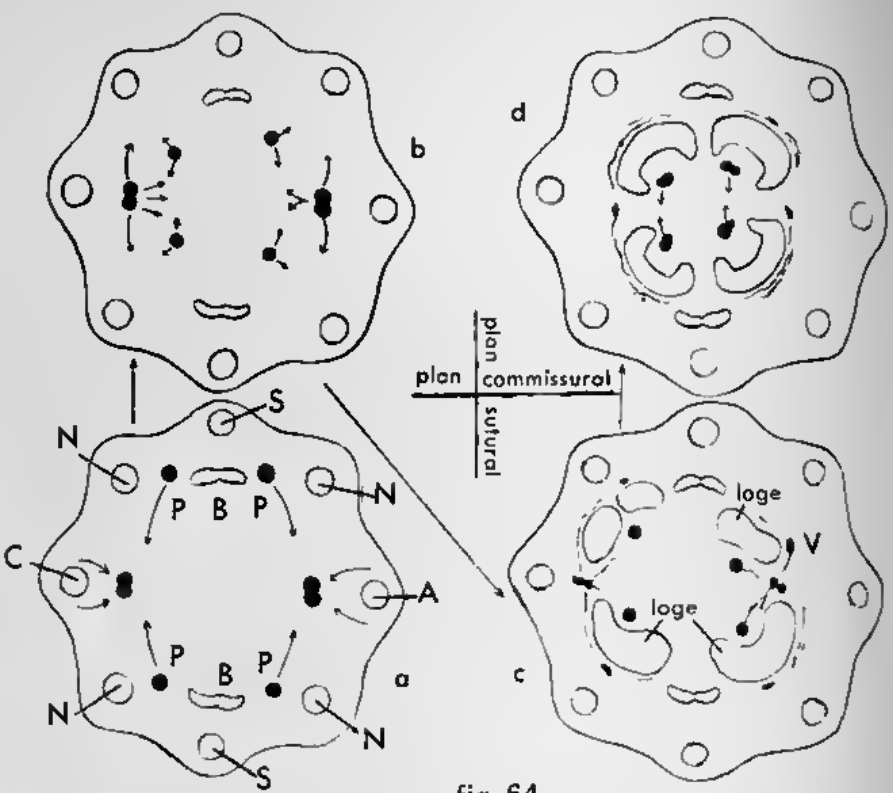


fig. 64

FIG. 64. — *Alfaroa* : sections transversales dans une fleur ♀ (relativement développée) au-dessous de l'insertion de l'ovule (a-f). A ces niveaux le cercle externe composé de 8 faisceaux ne varie pas. Les faisceaux dorsaux ont été figurés de façon à mettre en évidence leur aspect double. Faisceaux ovariens (autres que les dorsaux) en noir (cf. explications complémentaires dans le texte).

ceaux placentaires qui se rapprochent deux à deux pour finalement se fusionner (fig. 65, e) et constituer dans la cloison primaire les deux cordons placentaires complexes. On voit, vers le même niveau, que des apports au réseau carpellaire périphérique viennent des faisceaux diagonaux (N) du cycle externe. Puis, c'est le niveau du funicule (fig. 65, f ; Pl. XXX, 71), niveau qui dans le fruit adulte se situera dans le quart supérieur de celui-ci. La cloison secondaire prend fin ; les dorsaux

Source : MNHN, Paris

fonctionnent par leurs ailes marginales qui alimentent le réseau périphérique. Dans les stades postérieurs, et assez rapidement, nous atteignons les bords libres de la cloison primaire et la cavité ovarienne uniloculaire. L'ovule, avec son tégument, est isolé. Vers le sommet de la cavité ovarienne les faisceaux du cycle externe A et C, dans le plan transverse, se divisent pour donner chacun trois faisceaux. L'un de

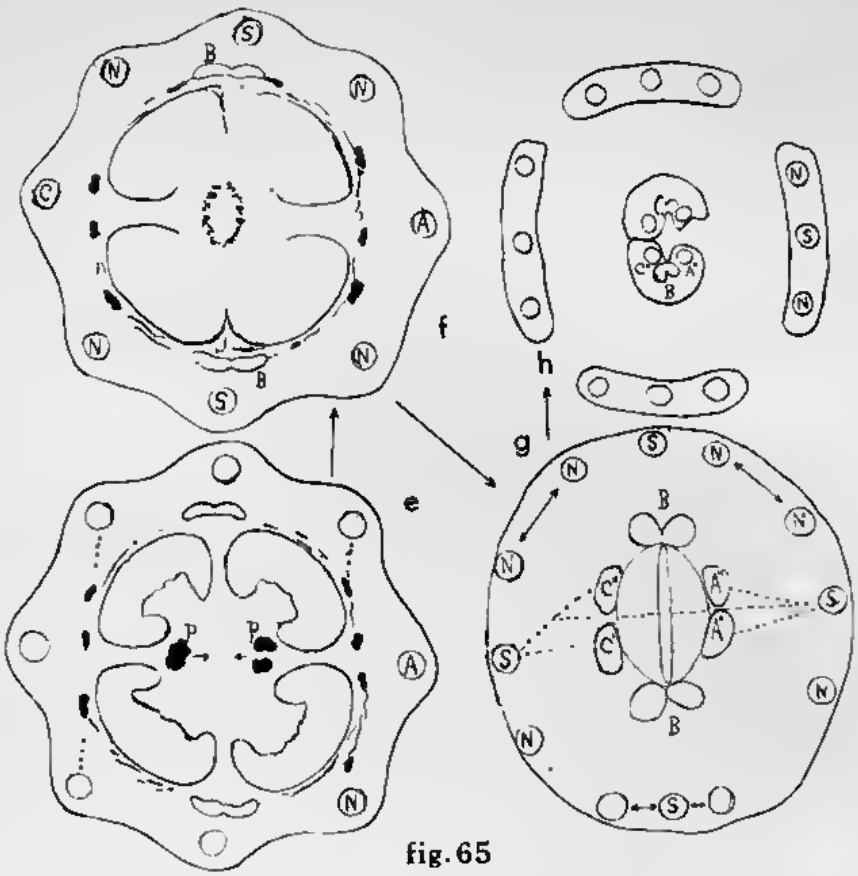


Fig. 65. — *Alfaroa* : sections transversales faisant suite aux précédentes. e-f, au-dessous de l'insertion de l'ovule ; g-h, au-dessus. Les coupes g-h montrent que par suite de ramifications les 4 traces trifasciculées des sépales sont maintenant constituées. C'est un peu au-dessus du niveau f qu'il y a individualisation des faisceaux stylaires transverses d'une part, du faisceau médian des sépales latéraux d'autre part, tous ces faisceaux étant jusqu'alors confondus en un seul (A et C) (cf. explications complémentaires dans le texte).

ceux-ci restera dans le cycle externe et formera la nervure médiane (S) des sépales latéraux. Les 2 autres faisceaux, à mi-distance entre les sépalaires et la paroi ovarienne, vont longtemps contribuer à l'alimentation du réseau périphérique, concurremment avec les dorsaux médians (Pl. XXVII, 61). Une coupe dans le style (fig. 65, g) montre qu'il y a maintenant 12 faisceaux (4 × 3) dans le cycle externe : ce sont les

Source : MNHN, Paris

faisceaux sépalaires. Le réseau périphérique n'existe plus, mais le canal stylaire est visible. Les faisceaux latéraux doubles se sont collés contre le parenchyme ovarien et une coupe vers le niveau de bifurcation des styles (fig. 65, h) montre quel est leur devenir : chaque style médian emporte, avec son faisceau dorsal plus ou moins double lui aussi, un des deux faisceaux latéraux, et devient trifasciculé.

Chez *Alfaroa* les papilles stigmatiques sont apicales et externes, formant les têtes globuleuses des deux courts stigmates (fig. 62).

Le fruit adulte, à l'état sec, est d'une complexité quasi-inextricable. On peut cependant penser qu'il comprend 4 cloisons, ou 8 si l'on considère celles-ci à partir de l'axe. Mais ces 8 cloisons sont occupées chacune par une grande lacune se présentant en coupe transversale comme une loge. On voit en définitive un grand nombre de lames minces, osseuses ou papyracées, délimitant des alvéoles qui sont la loge ou lacunes. Les cloisons primaires ou secondaires, si bien marquées dans les autres Juglandacées, sont ici des lacunes dues à des décollements ou à des arrachements. Mais la vascularisation permet de s'y retrouver (fig. 63), elle est indentique à celle d'*Oreomunnea*.

Remarques et Conclusions.

L'involucre embrasse seulement la moitié abaxiale du rachis, non la moitié adaxiale qui est absolument nue. Il est persistant mais non accrescent. Il comporte 3 lobes (dont 1 médian plus développé), 1 trace trilacunaire (2 faisceaux latéraux, 1 faisceau médian). Il est basal et indépendant : par rapport à l'involucre la fleur est supère. Les 2 lobes latéraux peuvent représenter des bractéoles, le lobe médian la bractée, un peu comme ce que nous avons vu se réaliser dans la fleur ♂ de *Pterocarya* (fig. 61-B) où il y avait contraction des cycles et réduction des lobes. On sait, d'autre part, que la trace de la bractée, dans la fleur ♀ de *Pterocarya*, est unilacunaire. Rien ne s'oppose à ce qu'il s'agisse ici d'un même cas. Quoi qu'il en soit, par son involucre, *Alfaroa* reste une Juglandacée singulière.

— Les 4 lobes sépalaires, essentiellement trifasciculés, se trouvent portés au sommet du fruit par suite de la croissance des tissus sous-jacents.

— Les stigmates, médians, et valvaires par rapport au plan de la cloison primaire, ont cette particularité de comporter une vascularisation toute différente de ce que nous avons vu précédemment. Les dorsaux carpellaires sont du type *Juglans* et *Pterocarya* mais il y a ici des faisceaux marginaux qui ne sont en aucune façon placentaires. Par leur position commissurale, ces faisceaux sont homologues des faisceaux stigmatiques de *Carya*, mais ces derniers irriguent des stigmates eux-mêmes commisuraux dont ils sont la nervure médiane.

— Dans les genres précédemment examinés nous n'avons pu qu'à grand peine, et dans les cas les plus favorables, dénombrer 4 faisceaux placentaires. Ici les 4 placentaires principaux prenant origine de part

Source : MNHN, Paris

et d'autre des dorsaux médians restent nettement distincts sur une très longue distance, et dès la base, avant de se fusionner deux à deux. Ce caractère est tout à fait nouveau et remarquable. Mais des placentaires surnuméraires peuvent monter directement dans le plan de la cloison primaire pour se joindre finalement aux autres placentaires. D'autre part, il n'y a pas de faisceaux ovulaires récurrents comme ceux de *Juglans* ou *Carya* : les placentaires vont *directement* constituer la stèle funiculaire. C'est à peine si quelques irradiations vasculaires, cependant toujours présentes, évoquent encore ce mouvement des placentaires au delà du niveau d'insertion ovulaire. Les placentaires n'occupent nullement la région axiale de la fleur, comme chez *Juglans* ou *Pterocarya*, ni les parois ovariennes comme chez *Annamocarya*, ni la seule cloison primaire comme chez *Carya*, mais à la fois les cloisons diagonales et la cloison primaire. Ils sont, de plus, normalement périphériques sur une longue distance.

Du point de vue de la morphogenèse que nous n'avons d'ailleurs pu suivre comme il eût convenu, notons quelques remarques. Les subdivisions loculaires ou lacunaires se forment au cours du développement post-floral, par distensions et ruptures du parenchyme. La succession dans l'apparition des cloisons est la suivante : cloison primaire, cloison secondaire, cloisons tertiaires.

Les croissances intercalaires portant sur les parties florales profondes sont particulièrement importantes. Une comparaison entre les figures 62 A et 62 B ou Pl. XX, 48 et Pl. XXIX, 66, 67 montre qu'entre ces deux stades, pourtant assez proches puisqu'il s'agit d'un allongement d'environ 1,5-2 mm, alors que le fruit atteindra 25 mm, la croissance a porté surtout sur les tissus sous-jacents au niveau d'insertion ovulaire. Notamment les cloisons tertiaires à peine ébauchées dans le premier cas sont, dans le second parfaitement distinctes. Histologiquement le parenchyme du corps central de la fleur (tissu sous-jacent au niveau d'insertion ovulaire) se remarque par ses files de cellules à cloisonnement horizontal (Pl. XXIX, 66) : c'est sur un parenchyme de type médullaire que porte surtout la croissance intercalaire. Le fruit résulte pour majeure partie d'une croissance intercalaire portant sur une zone basale.

Source . MNHN, Paris

§ 3. — Genre *Oreomunnea* Oersted.

Créé par le botaniste danois OERSTED, en 1856, pour désigner une plante récoltée par lui-même au Costa-Rica, rejeté depuis par la plupart des auteurs, le genre *Oreomunnea* (1) a dû attendre près d'un siècle pour qu'un plaidoyer favorable lui soit consacré. Dans le Prodrome (1864), comme dans son mémoire des *Annales des Sciences Naturelles* (1862) C. DE CANDOLLE fait de l'espèce-type *O. pterocarpa* une section spéciale du genre *Engelhardtia*, avec la diagnose suivante : « Dissepimenta in nuce 4, margine intraloculos septulifera et sinuosa ». Quelques années plus tard (1870) OERSTED maintient sa position et met en avant deux caractères importants propres à *Oreomunnea* : 1) la forme en « fer à cheval » des stigmates ; 2) la division en

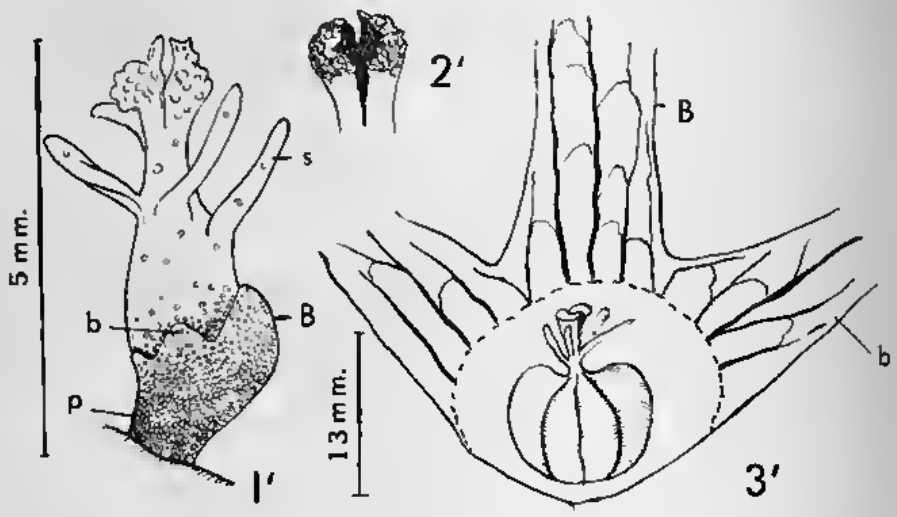


fig. 66

FIG. 66. — *Oreomunnea*. 1', jeune fleur ; 2', stigmates : 3', fruit adulte. B, bractée antérieure ; b, bractéoles latérales ; s, sépales ; p, pédicelle. La fleur est représentée dans le plan antéro-postérieur ; le fruit dans le plan latéral ; la partie bractéolaire postérieure qui masquerait le fruit, n'a été figurée que par son contour en pointillé. Noter la forme en fer à cheval des stigmates et l'ébauche de subdivision médiane du stigmate de gauche (2').

quatre loges de la cavité ovarienne. Mais cette persévérance n'emporte pas l'adhésion du savant genevois qui, en 1914, comme NAGEL peu de temps auparavant, se déclare toujours pour le rejet du genre. Entretemps, ENGLER (1894) donne une place, dans ses *Pflanzenfamilien*, au genre monospécifique *Oreomunnea*. Mais c'est C. DE CANDOLLE que

(1) Dédié à Francisco Maria OREAMUNO, compagnon d'OERSTED pendant ses trois années d'exploration au travers du Costa-Rica et du Nicaragua. OREAMUNO fut président de la République du Costa-Rica.

Source : MNHN, Paris

suivent la plupart des auteurs. Tout récemment encore (1948) MANNING ne voit en cette plante qu'une section des *Engelhardtia*. OERSTED n'avait disposé que de fruits, et il a fallu attendre la prospection du botaniste A. TONDUZ (1914) pour qu'un matériel complet comprenant feuilles, fleurs et fruits soit rassemblé (1). On connaît maintenant deux espèces d'*Oreomunnea*, depuis que STANDLEY a décrit (1927) sous le nom d'*Engelhardtia mexicana* (sect. *Oreomunnea*) une plante très voisine de celle du Costa-Rica, mais originaire du Mexique. Une troisième espèce existerait même au Guatemala mais cela reste à confirmer. Quoi qu'il en soit, il n'y a, pour nous, aucun doute sur la validité du genre, et les observations nouvelles dont il sera fait état ici ne sauraient conduire à une autre conclusion. HJELMQVIST (1948) a eu raison de réhabiliter ce genre. Il nous faut noter d'ailleurs que ce n'est qu'après quelque hésitation, et sans grande assurance, que STANDLEY, dans sa note de 1927, se rallie au point de vue de C. DE CANDOLLE.

Appareil reproducteur (fig. 66).

Inflorescences composées de chatons latéraux ♂ et d'un chaton terminal ♀ ; les chatons ♂ généralement opposés par paires. On trouve aussi des inflorescences entièrement constituées de chatons ♂. Par ses inflorescences qui peuvent être terminales ou latérales à l'aisselle de feuilles, *Oreomunnea* se classe avec *Alfaroa* et *Engelhardtia*. *Fleurs* ♀ : L'involucre y est fusionné avec seulement la partie inférieure de l'ovaire, et forme un cycle unique mais complet, en couronne, nettement pédicellé. Un lobe abaxial bien marqué, flanqué de deux lobes latéraux plus réduits donnent à la fleur sa symétrie par rapport à un plan médian. On peut épiloguer sur la valeur morphologique de ces lobes. Une chose est sûre : le lobe abaxial représente tout ou partie de la bractée classique des Juglandacées. Quant aux lobes latéraux, sont-ce des bractéoles ou des ailes de la bractée qui serait alors 3-lobée ? MANNING, ici comme pour *Alfaroa*, énonce que la bractée est 3-lobée. Mais il est contredit par HJELMQVIST. Nous avons donné notre point de vue pour *Alfaroa*.

Sans prendre autrement parti dans cette discussion concernant la nature et l'origine, retenons que l'involucre est parfaitement cyclique, et comprend une partie adaxiale qui se développe en lobe dans les stades postfloraux. Chez *Alfaroa* seule la partie abaxiale 3-lobée est représentée. Nous allons revenir bientôt sur l'anatomie vasculaire de cet involucre. Les sépales sont concrescents entre eux et avec l'ovaire jusque vers le sommet. Les 2 carpelles sont médians, les deux stigmates valvaires, courts, en forme de « fer à cheval » et recouverts, surtout extérieurement de papilles.

(1) Notre Herbier national du Muséum étant dépourvu d'inflorescences ♂ et ♀ nous avons eu recours à l'obligeance de M. A. C. SMITH (Washington) et de M. Ch. BAEHNI (Genève) qui ont bien voulu nous envoyer les précieuses fleurs qui nous faisaient défaut.

Source : MNHN, Paris

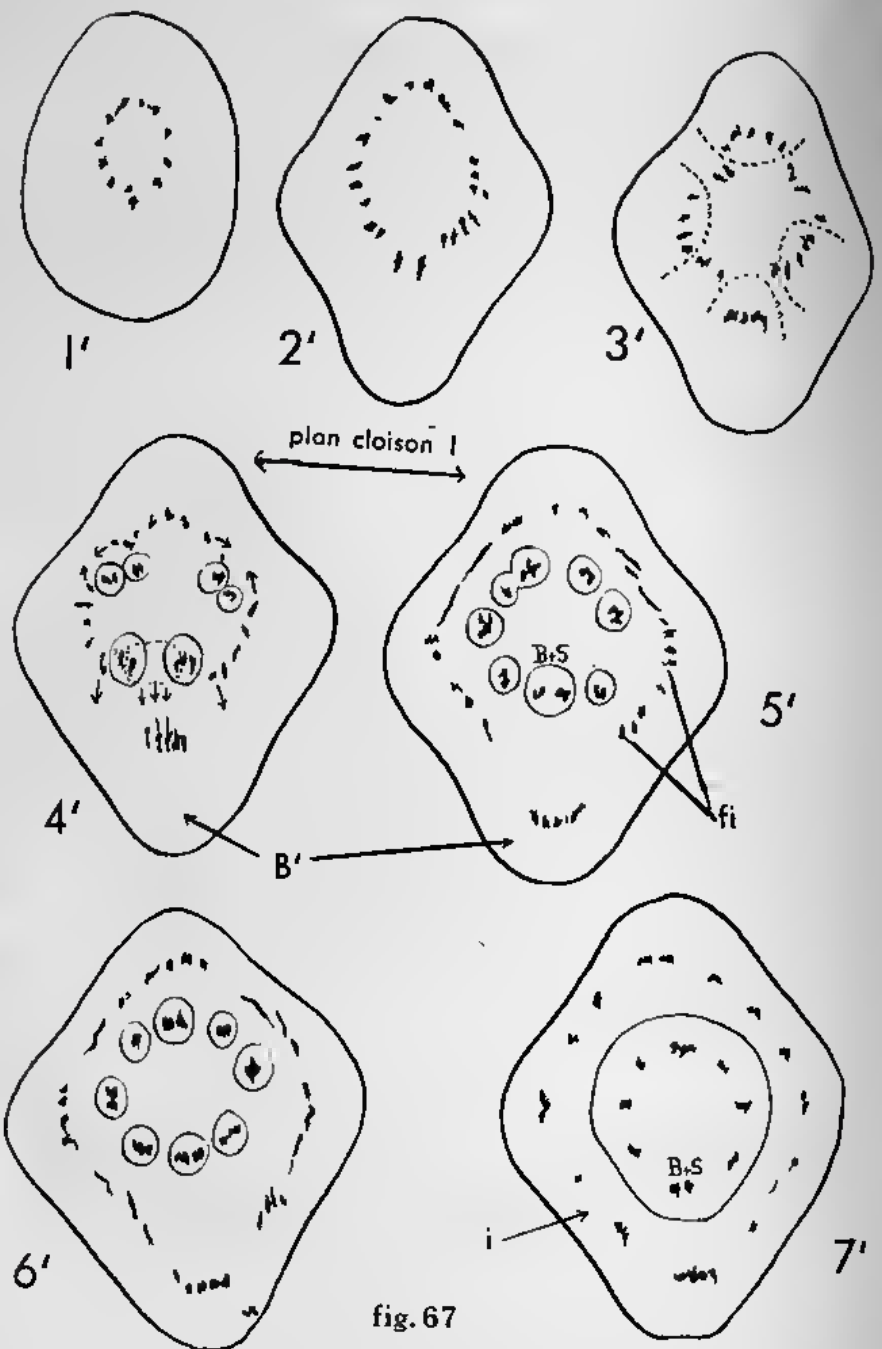


fig. 67

FIG. 67. — *Oreomunnea* : Sections transversales dans une jeune fleur d'environ 5 mm de longueur. 1', 2', 3', 4', 5', 6', 7' : niveaux de plus en plus élevés ; 7' représente le niveau où l'involucre s'isole du reste de la fleur (B', bractée ; i, involucre, f.i., faisceaux de l'involucre ; B+S, faisceaux carpellaire et sépalaire confondus). En 3' les faisceaux à demi-encerclés vont constituer le cycle externe involucral. En 4' les flèches indiquent les déplacements des faisceaux en train de constituer le cycle involucral. En 4', 5', 6' les faisceaux antres que les involucraux ont été encerclés. Noter en 4' et 5' le caractère des remaniements qui s'opèrent : notamment comment, après le départ de la trace de la bractée, le faisceau complexe B+S comble la lacune par rapprochement des 2 parties fasciculaires contiguës à la lacune, parties encerclés ici par une ligne en tirets (4').

Source : MNHN, Paris

Fleurs ♂ : Non vues. D'après C. DE CANDOLLE il y aurait 1 bractée 3-lobée et 5-6 pièces périanthaires. Pour MANNING 1 bractée 3-lobée, 2 bractéoles et 3 pièces périanthaires, le quatrième sépale ayant avorté. La formule florale serait : 1 B + 2 b + 2-3-4 S + 16-19 E (23 E, d'après C. DE CANDOLLE).

Fruit : Il est complètement masqué par l'involucre qui a pris une très grande extension et qui l'entoure complètement. Sa taille est de l'ordre de 10-15 mm. Les lobes abaxial et latéraux de l'involucre, devenus gigantesques, offrent l'image classique connue chez *Engelhardtia*. Nous avons représenté ici un fruit dont la partie postérieure de l'involucre a été enlevée (fig. 66). Il adhère sur une large surface à la bractée dont il est libre sur les trois quarts supérieurs de sa hauteur. Marqué longitudinalement de 8 sillons, parfois peu prononcés, très lisse, évoquant une petite noisette, il porte une pointe apicale de 3-4 mm de long : le style, divisé en deux bras stigmatiques, et à la base duquel s'insèrent les quatre lobes sépalaires. Par ses stigmates et sa bractée un fruit isolé reste orientable. Quant à l'intérieur du fruit, étant d'une très grande complexité, il fera l'objet d'une étude spéciale.

Anatomie et histologie de la fleur ♀ (fig. 67, 68, 69).

Faute d'un matériel convenable nous n'avons pu étudier ni l'anatomie, ni l'ontogenèse vasculaires des placentas. La disposition des faisceaux placentaires nous a été révélée par l'étude du fruit adulte. Nous avons, de plus, raisonné par analogie avec ce que nous savions d'*Alfaroa*.

Le stade floral dont il va être question est celui d'une fleur d'environ 5 mm de longueur (fig. 66, 1') : les coupes montrent que le tégument ovulaire y est déjà bien développé mais la vascularisation placentaire n'est pas décelable. A ce stade, des coupes transversales dans le *tiers inférieur* de la fleur, depuis la base, révèlent la structure des parties situées au-dessous du niveau d'insertion ovulaire. On voit notamment que vers le sommet du pédicelle se produit une sorte de dédoublement de la stèle constituée jusqu'à cette hauteur d'un cercle discontinu de faisceaux. En même temps que se marquent certains mouvements dans la forme extérieure du pédicelle, notamment un bombement du côté abaxial, des remaniements interviennent dans la stèle : les parties de celle-ci situées dans les positions abaxiale, adaxiale et latérales font saillie vers le dehors (fig. 67, 3' 4'), et très rapidement se réunissent pour former un cycle vasculaire externe (fig. 67, 5' 6'). Les faisceaux du cycle interne, intermédiaires par rapport aux lacunes ainsi formées, se redistribuent aussitôt pour refaire comme une nouvelle stèle. On note des scissions et des fusions de ces faisceaux. Par exemple la lacune abaxiale médiane se trouve bientôt occupée par un faisceau provenant du rapprochement de parties des faisceaux voisins (fig. 67, 4' 5'). On ne tarde pas à atteindre le niveau

Source : MNHN, Paris

où involucre et corps floral deviennent indépendants (fig. 67, 7') : le cycle vasculaire externe formé à l'aide de traces abaxiale, adaxiale et

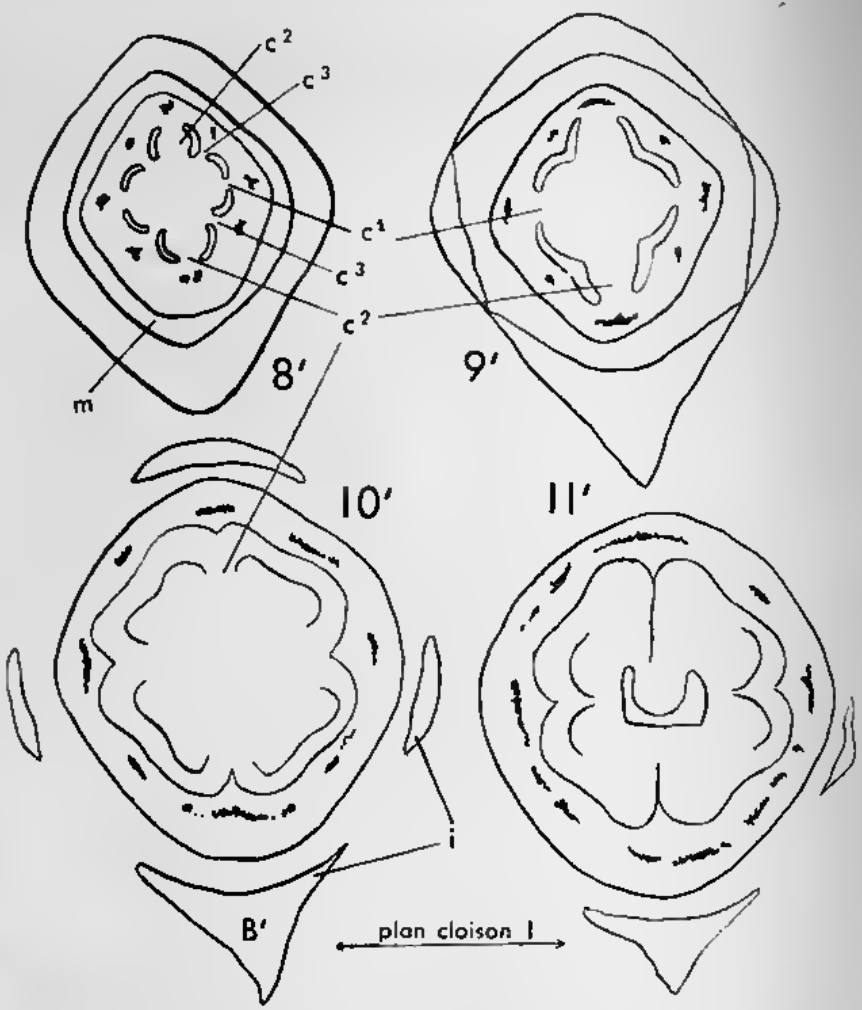


fig. 68

Fig. 68. — *Oreomunnea* : série de sections transversales faisant suite aux précédentes, 11' représente le niveau de l'insertion ovulaire, niveau au-dessous duquel la fleur se présente comme un corps plein. Les cloisons primaire (C^1), secondaire (C^2) et tertiaires (C^3) sont nettement indiquées. Le niveau 9' est déjà au-dessus des cloisons C^3. En 11' la cloison C^2 commence à s'effacer (m, espace libre entre l'involucre et le corps floral). La fig. 8' représente à peu près la section Pl. XIX, 47.

latérales représente donc la vascularisation involucrale. Ces faits anatomiques s'observent à la base de la fleur sur une distance d'environ 1000 µ. Au delà de ce niveau aucun caractère essentiel ne distingue *Oreomunnea* d'*Alfaroa* : même nombre et disposition de cloisons ;

Source : MNHN, Paris

même vascularisation des carpelles (fig. 68 et 69 ; Pl. XIX, 47) ; même structure histologique.

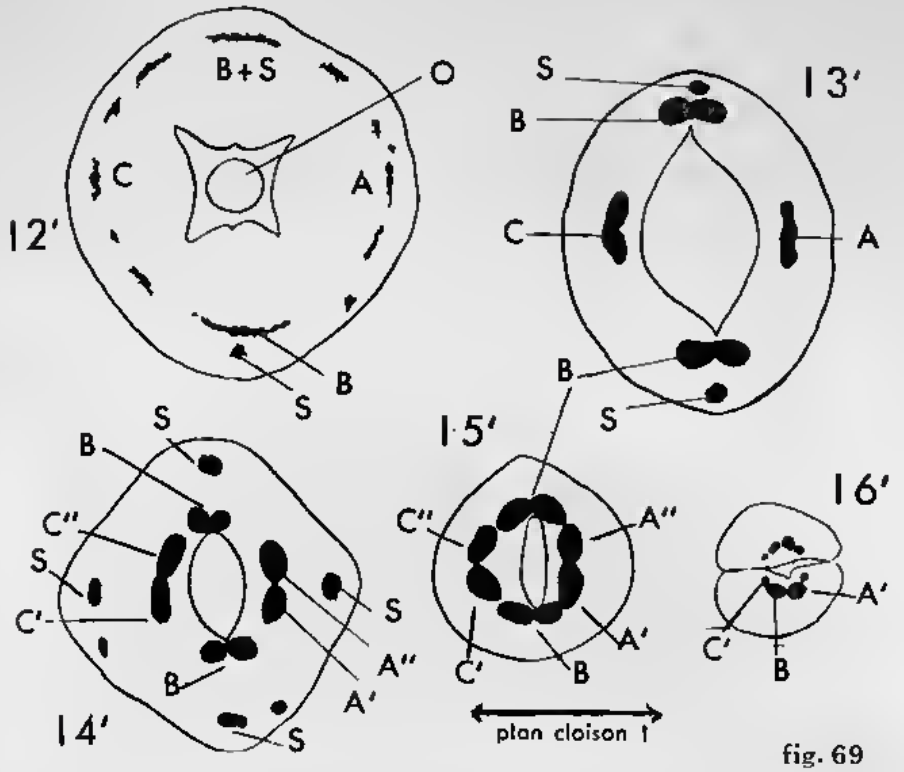


Fig. 69. — *Oreomunnea* : série de sections transversales faisant suite aux précédentes. (o, ovule ; S, faisceaux sépalaires ; B, faisceaux dorsaux ; pour A, C, A' A'', C' C'' cf. *Alfaroa*).

Structure du fruit.

La structure du fruit était jusqu'à présent scientifiquement inconnue. Elle est d'une très grande complexité. Nous donnons ci-dessous un schéma-diagramme permettant de se représenter aisément la disposition des cloisons et des faisceaux placentaires (fig. 70). On distingue une cloison primaire (dans le plan perpendiculaire au plan des stigmates) et une cloison secondaire (dans le plan des stigmates) qui divisent la cavité ou loge ovarienne en 4 parties. Chacune de ces parties est encore subdivisée par une cloison tertiaire ce qui porte à 8 le nombre de subdivisions loculaires. Au niveau de la fenêtre septale, bien entendu, toutes les loges communiquent entre elles pour n'en former qu'une seule. La complication de cette constitution s'accroît encore par la présence de 8 excroissances septales (e) qui pénètrent profondément dans les loges, et se présentent, en section

Source : MNHN, Paris

transversale, sous forme de T. Ces excroissances en T se soudent au niveau d'insertion ovulaire pour constituer une sorte de petite plate-

fig. 70

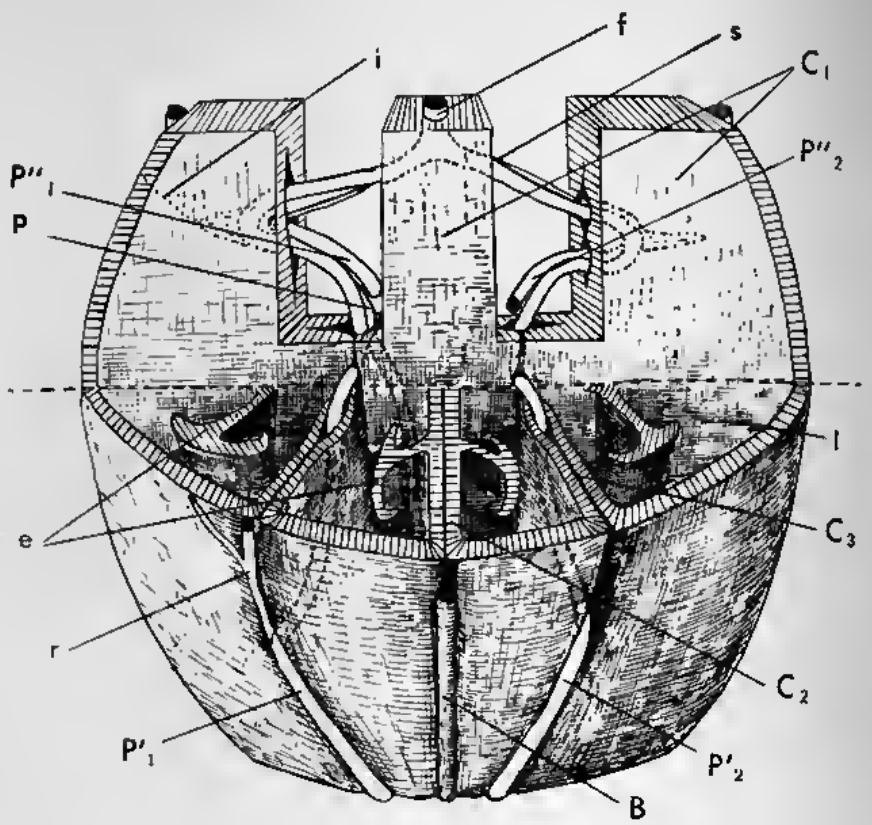


Fig. 70. — *Oreomunnea* : Diagramme de la structure interne du fruit (coque) montrant le nombre et la disposition des cordons placentaires dans les cloisons tertiaires (C_3) et dans la cloison primaire (C_1). Dans cette coque à orientation antéro-postérieure, la moitié postérieure n'est pas figurée, la partie supérieure de la moitié antérieure a été enlevée suivant un plan transversal par rapport à la cloison C_1 et dans celle-ci, deux fenêtres ont été percées pour découvrir le trajet intraseptal des faisceaux placentaires p, p' et p''. La présence des faisceaux placentaires montant depuis la base du fruit à l'intérieur de la cloison primaire n'étant pas constante, n'est représentée ici que d'un côté par le faisceau p. L'épaisseur de la cloison C_1 a été considérablement amplifiée par rapport aux cloisons C_2 et C_3 pour les besoins d'une meilleure expression graphique. (d, faisceau carpellaire dorsal ; r, ramification des placentaires ; e, excroissances septales ; l, loge ; f, funicule ; i, irradiations vasculaires ; s, fusionnement des placentaires).

forme tabulaire où est insérée la graine. La vascularisation placentaire est essentiellement composée de 4 cordons auxquels s'ajoutent accidentellement un ou deux cordons situés dans la cloison primaire.

Source : MNHN, Paris

Les 4 cordons normaux d'abord extérieurs à la coque, se ramifient sur celle-ci avant de pénétrer dans les cloisons tertiaires qu'ils traversent pour gagner la cloison primaire. Dans la cloison primaire deux faits sont à retenir : 1) C'est là que se produit la jonction avec les placentaires surnuméraires de la cloison primaire quand ils existent ; 2) Deux gros cordons placentaires complexes s'y rendent à l'ovule en dessinant un chemin en V qui les rapproche un moment de la périphérie de la coque. (On peut même se demander si certaines irradiations de tissu conducteur ne parviennent pas parfois à atteindre la périphérie). Toujours est-il que le mouvement des placentaires dans la cloison primaire, au-dessous de l'insertion ovulaire, est typiquement juglandacéen.

Les cloisons dans ce fruit sont extraordinairement développées. La cloison secondaire diffère à peine, par sa taille de la cloison primaire, et elles sont percées, l'une et l'autre, d'une fenêtre septale qui ne dépasse guère en hauteur le quart de leur hauteur : la partie uniloculaire de ce fruit est très réduite. Les cloisons tertiaires sont, elles, assez nettement moins hautes que les autres cloisons.

Résumé et conclusions.

Cette étude quoique très incomplète montre l'identité structurale d'*Alfaroa* et d'*Oreomunnea*. Les seuls caractères différentiels sont chez *Oreomunnea* : 1) l'existence d'un involucre embrassant tout le pédicelle, et l'existence corrélative d'un cycle vasculaire composé de traces abaxiale, *adaxiale* et latérales ; 2) les 8 compartiments de la loge sont ici strictement délimités dans la partie inférieure du fruit par les cloisons osseuses. On peut chez *Oreomunnea* parler de cloisons. On ne le peut chez *Alfaroa* que par comparaison (1).

---

(1) L'étude récente de MANNING (1949) sur un abondant matériel conduit cet auteur à penser qu'il pourrait presque s'agir d'un seul et même genre. Mais, d'autre part, MANNING considère *Oreomunnea* (qu'il faudrait, selon lui, appeler *Oreamunoa*) comme une section d'*Engelhardtia*. Nous pensons quant à nous que le hiatus est moins grand entre *Alfaroa* et *Oreomunnea* qu'entre celui-ci et *Engelhardtia* (où parfois l'involucre est non-accrescent).

Source : MNHN, Paris

§. 4. — Genre *Engelhardtia* Lesch.

La création par LESCHENAULT, en 1825, du genre *Engelhardtia*, en portant le nombre des genres de la famille à quatre, introduisait dans celle-ci un élément assez discordant, malgré la mise à jour l'année précédente du genre *Pterocarya* qui peut à certains égards établir la liaison avec *Juglans* et *Carya*. Avec *Engelhardtia* auquel viendront s'adjoindre beaucoup plus tard *Oreomunnea* et *Alfaroa* le type d'un groupe naturel indiscutable au sein des Juglandacées était découvert.

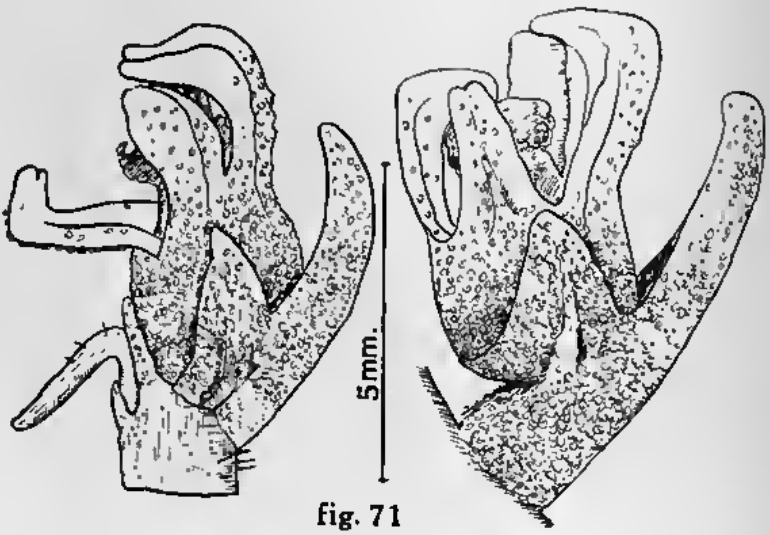


fig. 71

FIG. 71. — *Engelhardtia Wallichiana* Lindl. (specimen Poilane 7256). Fleurs ♀. On notera notamment la forme de la partie supérieure des sépales qui fermés assurent une excellente protection aux carpelles ; le revêtement en poils écailleux propre à la section *Psilocarpae* ; le caractère sessile de la fleur subapicale du rachis à gauche (dans cette fleur le moignon recourbé vers la gauche termine le rachis de l'inflorescence). Remarquer aussi (dans la fleur normale de droite) que si l'involucre entoure basalement la fleur, le lobe postérieur n'est cependant pas développé.

On distingue une dizaine d'espèces d'*Engelhardtia*, toutes de l'Ancien Monde, et que l'on peut répartir en deux Sections :

Psilocarpae Nagel emend. J.F. Leroy (*Engelhardtia Wallichiana* Lindl.) :

Fruits pédicellés, non couverts de longs poils, mais de poils écailleux, avec excroissances septales dans la loge (fig. 72), rappelant le genre Oreomunnea, sans cloison secondaire très caractérisée ; stigmates sessiles et valvaires-comissuraux, bilobés. Involucre fructifère souvent non accrescent (fig. 71). NAGEL qui plaçait le genre *Oreomun-*

Source : MNHN, Paris

nea (considéré par lui comme une espèce) dans cette section donnait de celle-ci une diagnose que j'ai considérablement modifiée. Sa classification avait le mérite de mettre en avant les rapports entre les deux types morphologiques que sont *Oreomunnea* et *Engelhardtia Wallichiana*.

fig. 72

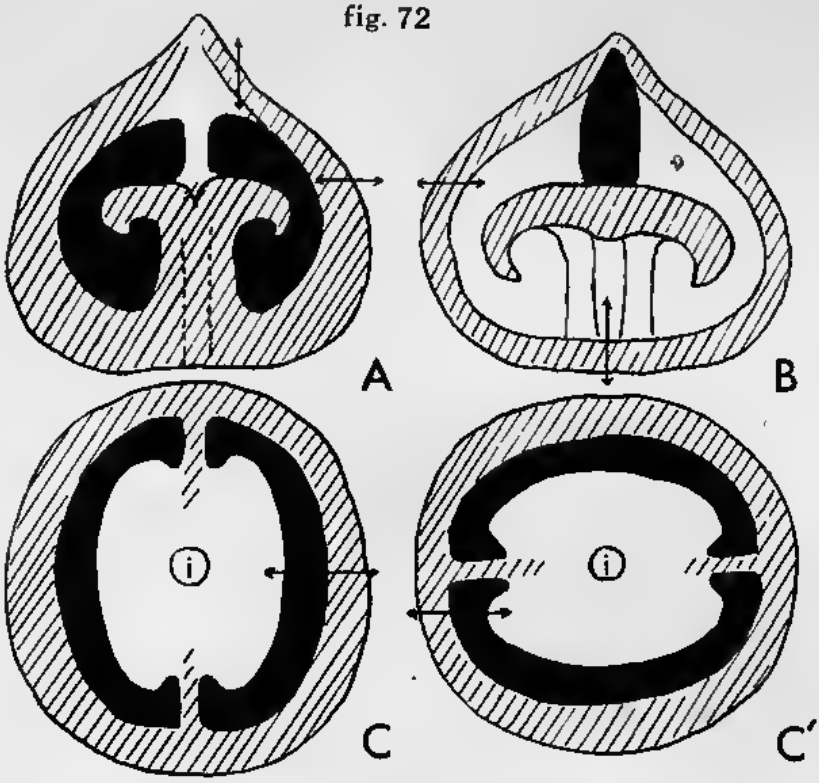


Fig. 72. — *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae* : trois sections d'un fruit suivant les plans indiqués par les flèches, perpendiculaire à la cloison (A), parallèle à la cloison (B), transversal (C et C'). Observer notamment l'excroissance septale tabulaire, surélevée au niveau de l'insertion ovulaire (i). Noter aussi l'existence de deux piliers suturaux sous l'excroissance tabulaire, en B. Les piliers représentent une ébauche de cloison secondaire. En noir la loge ; en hachuré les parties dures sectionnées ; en blanc les parties dures non sectionnées ; en tirets les faisceaux placentaires.

Trichotocarpae Nagel (*E. spicata* Bl., *E. formosana* Hayata, *E. rigida* Bl., *E. subsimplicifolia* Merrill, *E. lepidota* Schlecht, *E. serrata* Bl., *E. nudiflora* Hook., *E. parviflora* C .DC, *E. apoensis* Elmer) :

Fruits sessiles ou subsessiles, couverts de longs poils, sans excroissances septales, et sans cloison secondaire très caractérisée, laquelle est marquée seulement par un épaississement de la cloison primaire au-dessous de l'insertion ovulaire ; stigmates commissuraux 2-3-4, à l'extrémité de longs styles. Involucre fructifère généralement accrescent.

Source : MNHN, Paris

C. DE CANDOLLE, lui aussi, avait incorporé le genre *Oreomunnea* dans les *Engelhardtia* mais il en faisait le type d'une section, ne distinguant pas entre les autres espèces d'*Engelhardtia* qu'il groupait dans la section *Pterilema*. Dans cette façon de voir, les affinités si frappantes d'*Engelhardtia* et d'*Oreomunnea* sont exprimées mais non dans le détail. Ces classifications de CANDOLLE et de NAGEL se complètent pour montrer à la fois la singularité et les similitudes des types *Oreomunnea*, *Psilocarpae* et *Trichotocarpae* ; pour dégager aussi le caractère intermédiaire des *Psilocarpae*. Nous donnons à cette vue tout notre agrément.

Appareil reproducteur.

Inflorescences, axillaires ou terminales, composées de chatons ♀ et ♂ (parfois simples, et alors exclusivement ♂ ou ♀) : chaton ♀ terminal, chatons ♂ latéraux, tous pendants ; parfois composés uniquement de chatons ♂). Certaines espèces seraient dioïques.

Fleurs ♀ : pédicellées ou non. Involucre identique à celui d'*Oreomunnea* encore que généralement non-accrescent chez les *Psibocarpae* (*E. Wallichiana*) ; il peut être soudé à l'ovaire sur presque toute sa surface, ou seulement vers la partie inférieure de celui-ci ; le lobe postérieur peut faire défaut (1). Sépales 4, portés sur le haut de l'ovaire. Carpelles 2, médians, parfois transverses chez *E. spicata* ; styles 2, subsessiles chez les *Psilocarpae*, très allongés et parfois profondément divisés chez les *Trichotocarpae*, commissuraux-valvaires ou commissuraux ; stigmates 2 ou 4.

Fleurs ♂ : ressemblent apparemment à celles de *Pterocarya*. Bractée trilobée, + 3-6 lobes (parfois aucun). Mais la bractée est-elle vraiment trilobée comme le pense MANNING ? ou simple, avec 2 bractéoles, les lobes du cycle supérieur représentant tous des sépales ? Parfois involucre accrescent. Etamines 5-13, sur 2 rangs plus ou moins nets ; anthères pubescentes.

Fruits : généralement remarquables par leur involucre accrescent — sauf dans quelques cas — comme chez *Oreomunnea*, couverts ou non, de longs poils urticants ; taille nettement inférieure à celle d'*Oreomunnea* ; stigmates assez persistants. Loge imparfaitement 2-loculaire garnie d'un parenchyme de remplissage abondant ; et, chez les *Psilocarpae*, d'une excroissance septale.

Anatomie et histologie de la fleur ♀.

N'ayant pu disposer pour l'étude micrographique que d'un matériel d'herbier difficile à préparer, nous nous sommes borné à des

(1) L'accrescence facultative de l'involucre dans une même espèce d'*Engelhardtia* montre que ce caractère n'est pas stabilisé, d'une part, et d'autre part, que des espèces ou genres accrescents et des espèces ou genres non accrescents peuvent être très proches parents : c'est le cas d'*Alfaroa* et d'*Oreomunnea*.

Source : MNHN, Paris

observations d'anatomie statique sur la fleur adulte d'*Engelhardtia Wallichiana* (Poilane 7256).

Un rapide examen des fleurs de *E. spicata* nous a convaincu que

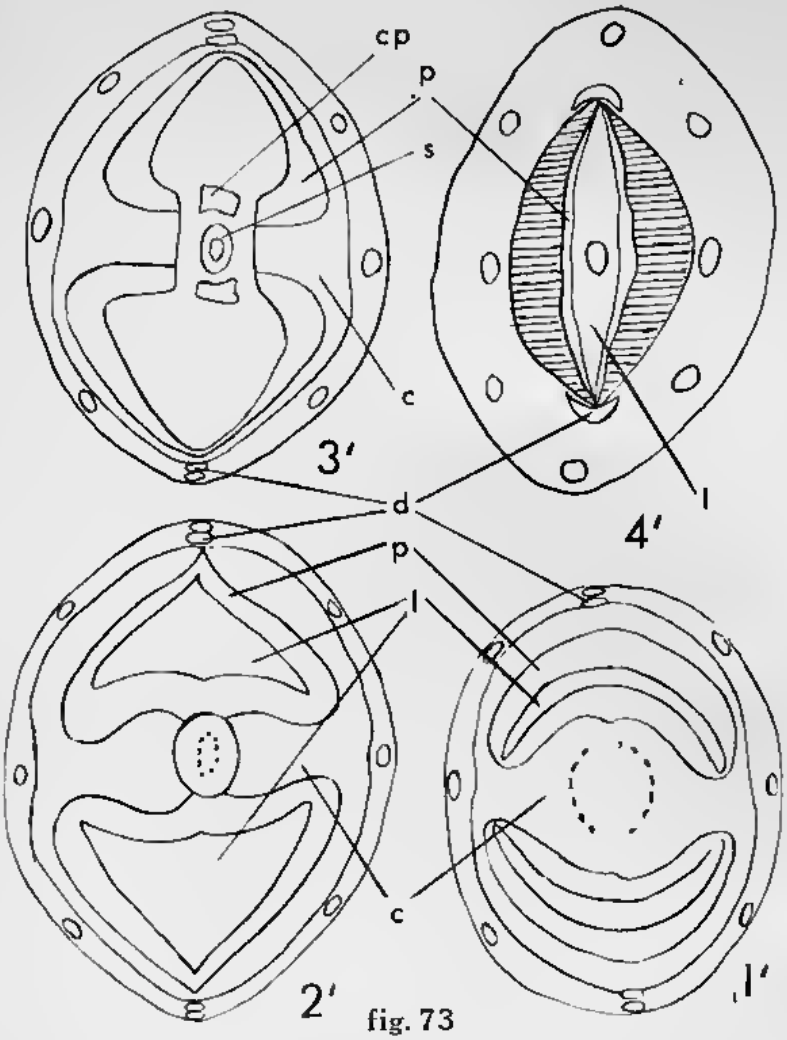


fig. 73

Fig. 73 (1' à 4'). — Sections transversales d'une fleur ♀ de 2-3 mm de diamètre chez *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae* : 1'. Un peu au-dessus de la partie inférieure des loges ; celles-ci sont tapissées d'une épaisse couche de parenchyme de remplissage ; la cloison est importante et comporte le système vasculaire placentaire. 2'. Vers le niveau de l'insertion ovulaire. 3'. Le niveau où l'ovaire est uniloculaire est atteint ; deux cornes de parenchyme dans le plan sutural, de part et d'autre de l'ovule sont visibles. 4'. Niveau plus élevé où la sclérification de la coque s'observe. c, cloison primaire ; l, loge ; p, parenchyme de remplissage ; d, faisceaux dorsaux des carpelles ; s, stèle funiculaire ; cp, cornes de parenchyme ; d, f. dorsal a été désigné par B dans les figures concernant *Alfaroa* et *Oreomunnea*.

Source : MNHN, Paris

l'étude anatomique de cette espèce ne serait pas pour nous d'un intérêt fondamental. Nous donnerons cependant un schéma montrant la disposition et la vascularisation des stigmates chez cette espèce.

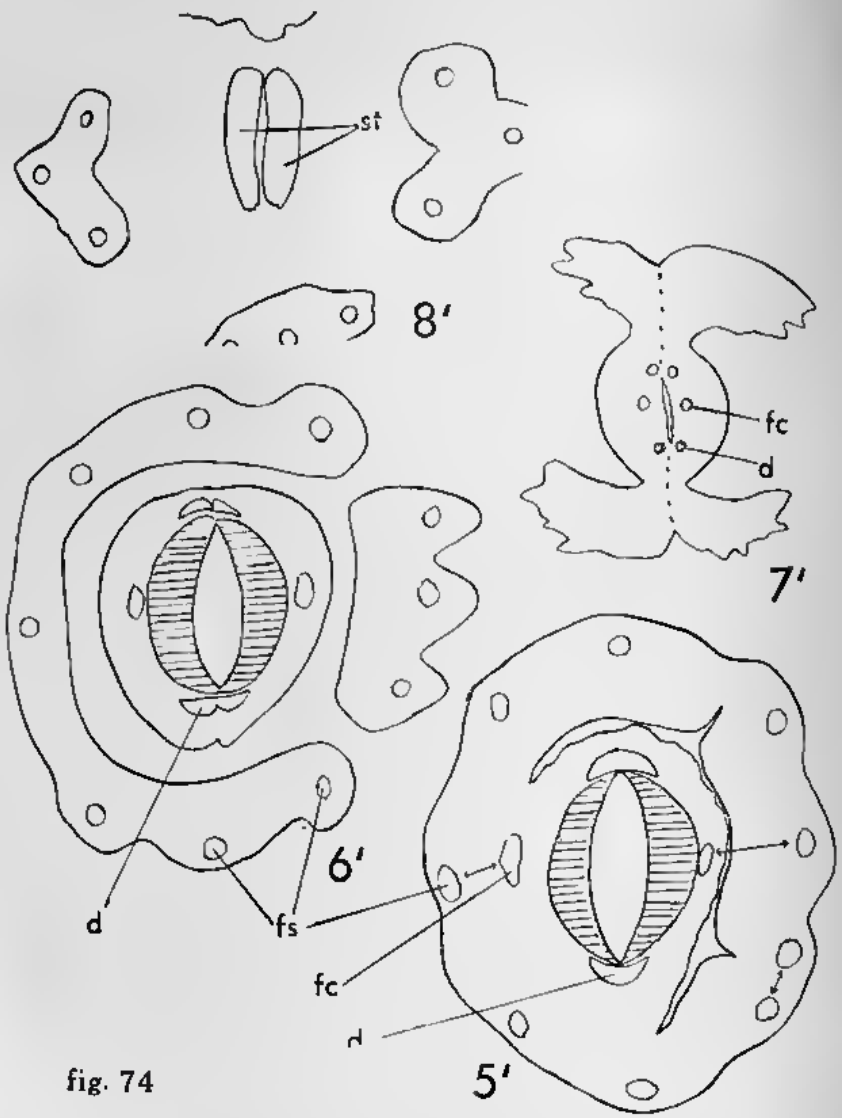


fig. 74

FIG. 74 (5' à 8'). — Sections transversales d'une fleur ♀ chez *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae* (suite de la fig. précédente) : 5'. Niveau où l'enveloppe sépalaire commence à se libérer ; les faisceaux du cycle externe se dédoublent les uns pour donner des faisceaux sépalaires, les autres — les deux faisceaux commissuraux — pour donner d'une part un faisceau carpellaire commissural, d'autre part un faisceau sépalaire ; coque au stade de la sclérification marquée. 6', les carpelles sont isolés, les faisceaux suturaux montrent une tendance à se diviser. 7', au niveau des papilles stigmatiques. 8', un peu au-dessus : le corps stigmatique dépourvu de papilles est nettement divisé, et forme deux stigmates commissuraux ; la section passe encore par les 4 lobes sépalaires.

Source : MNHN, Paris

Anatomiquement la fleur adulte des *Psilocarpae* ne diffère pas fondamentalement de celle d'*Oreomunnea*, mais seulement par un ensemble de faits secondaires, une beaucoup plus grande simplicité. Elle ne présente ni cloison secondaire achevée, ni cloisons tertiaires, mais seulement une *excroissance tabulaire* au niveau de l'insertion ovulaire et que la graine dans sa croissance est obligée de contourner pour se répandre dans la partie inférieure de la loge (fig. 72). La présence de cette excroissance tabulaire de nature septale doit être considérée comme établissant une liaison, d'une part avec *Oreomunnea*, d'autre part avec *Pterocarya* (section *Platyptera*). Chez les *Trichotocarpae* cette excroissance est nulle ou à peine ébauchée, mais un épaississement de la paroi primaire au-dessous de l'insertion ovulaire est toujours présent, et une faible cloison secondaire se remarque souvent.

Une section transversale dans une fleur ♀ de 2-3 mm de diamètre, immédiatement au-dessous de la loge ovarienne, montre que le système vasculaire central se forme par divers apports de faisceaux du cycle qui s'est reconstitué après libération du cycle involucral. Ce système central placentaire se présente alors sous la forme qui nous est familière de deux arcs de cercle séparés par le plan sutural. On voit dans une section à un niveau un peu au-dessus (fig. 73) le système placentaire dans la cloison primaire et le cycle de faisceaux carpellaires-sépalaires dans le tissu périphérique. On compte dans celui-ci 8 faisceaux, et 10 si l'on tient compte du dédoublement des faisceaux suturaux.

Les loges parfaitement visibles sont tapissées d'un abondant parenchyme de remplissage, du côté de la cloison comme du côté de la paroi. Cette disposition est du type de celle déjà vue chez *Juglans* et chez *Pterocarya*. On ne décèle aucune cloison autre que la cloison primaire : Il n'y aura dans la fleur et dans le fruit qu'une colonne placentaire subaxiale, et nous n'y retrouverons plus la vascularisation si curieuse d'*Oreomunnea* ou d'*Alfaroa*. C'est que la croissance se fait ici *à partir du moment et du niveau où cette colonne placentaire centrale est constituée*.

Vers la base du funicule, une section transversale (fig. 73, 2') met en évidence un élargissement de la loge. Le parenchyme de remplissage tapisse toujours d'une couche épaisse les tissus limitant la loge. Un peu plus haut (fig. 73, 3') l'ovule se trouve isolé. Des cornes de parenchyme se maintiennent dans le plan sutural, de part et d'autre de l'ovule. Toujours une épaisse couche de parenchyme.

Plus haut encore (fig. 73, 4') quelques changements interviennent: la réduction du parenchyme de remplissage et celle de la loge qui est maintenant uniloculaire. Et surtout la sclérification du tissu qui va constituer la coque ; cette sclérification procède du sommet et gagne progressivement vers le bas : les cellules s'allongent, deviennent méandriformes et, stade final, se colorent intensément au vert lumière.

Dans une section passant vers le niveau où les sépales commen-

Source : MNHN, Paris

cent à se libérer (fig. 74, 5') on voit que le nombre des faisceaux a augmenté, notamment les faisceaux du plan commissural se sont dédoublés et une coupe un peu au-dessus (fig. 74, 6') montre que les deux carpelles, isolés des sépales, comportent 4 faisceaux en quadrature, deux suturaux et deux commissuraux. C'est ce que nous avons déjà observé chez *Oreomunnea*.

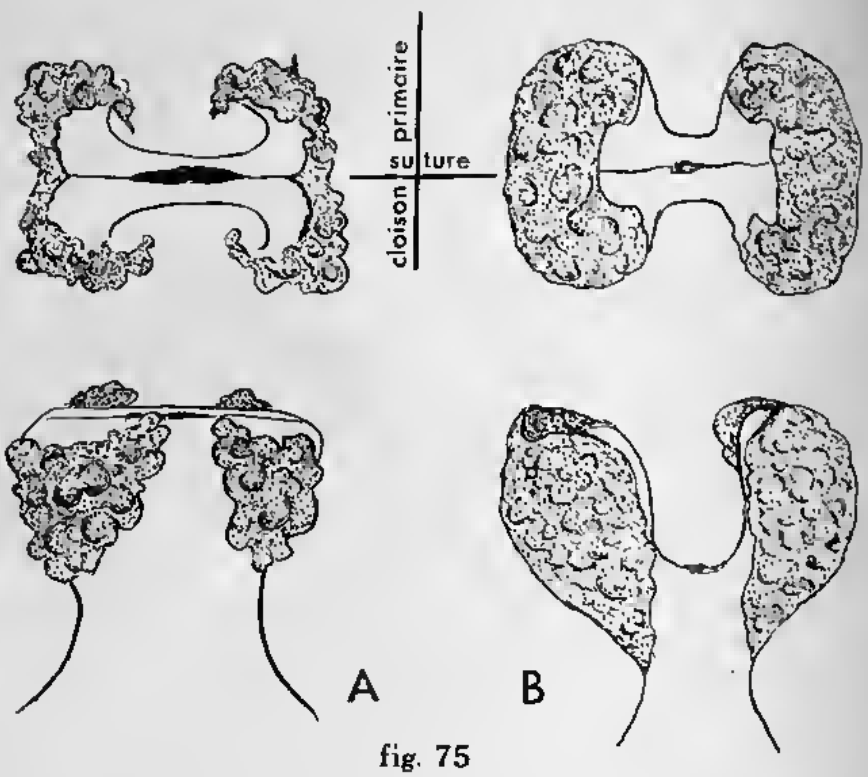


fig. 75

FIG. 75. — A, *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae* (Poilane 7256) ; B, *Oreomunnea pterocarpa*, stigmates (médians) valvaires vus du dessus et de côté. Remarquer la ligne de scission suivant le plan sutural ; la position extérieure des papilles dans les deux genres, l'existence de deux courts bras stigmatiques chez *Oreomunnea*.

Les sections supérieures (fig. 74, 7' et 8') sont particulièrement intéressantes en ce qu'elles mettent en évidence l'ébauche du type morphologique réalisé dans la section des *Trichotocarpae*.

Les stigmates sont bien valvaires (fig. 74, 7' et fig. 75) mais divisés dans le plan sutural ; les faisceaux carpellaires suturaux se divisent eux-mêmes. Au-dessus des papilles stigmatiques (fig. 74, 8') les deux bras stigmatiques sont séparés et réalisent alors des stigmates commissuraux. Le fait qu'à ce niveau ils ne portent pas de papilles est à retenir. Par l'élongation de ces stigmates, et par leur division suivant le plan sutural on obtiendra le type des *Trichotocarpae*.

On notera d'autre part que les sépales sont généralement trifasciculés.

Source : MNHN, Paris

L'évolution des stigmates dans le groupe Alfaroa-Oreomunnea-Engelhardtia (fig. 75-76).

Le mérite d'avoir établi pour la première fois l'évolution stigmatique des Juglandacées revient à MANNING (1938). Cet auteur pense que l'évolution a procédé à partir des types primitifs représentés par *Oreomunnea* et *Alfaroa* vers trois directions : 1) l'une vers *E. Wallichiana* puis vers les autres espèces d'*Engelhardtia* ; 2) l'autre vers *Juglans, Pterocarya* et *Platycarya* ; 3) la troisième vers *Carya*. HJELMQVIST, tout en adoptant cette thèse pour l'essentiel (1948), pense que les stigmates d'*Alfaroa* pourraient être plus avancés que ceux d'*Oreomunnea* et même que ceux d'*Engelhardtia Wallichiana*.

Notre étude structurale des stigmates nous convainc qu'il n'y a aucune raison de ne pas accepter la conception de MANNING.

Nous présentons ici une série de diagrammes qui montrent comment on passe du type *Oreomunnea* — lequel peut descendre d'*Alfaroa* — au type *Psilocarpae* puis *Trichotocarpae* (fig. 76).

Chez *Oreomunnea* les stigmates sont sessiles, valvaires, entiers, vascularisés chacun par 1 faisceau sutural plus au moins divisé, flanqué de part et d'autre d'un demi-faisceau commissural ; les papilles stigmatiques disposées extérieurement, en fer à cheval sur deux bras courts (fig. 75) ; la suture y est cependant marquée et se voit du dessus.

Chez *E. Willichiana* les stigmates sont sessiles, valvaires, mais divisés de bout en bout ; vascularisés par les faisceaux suturaux divisés, et aussi par les faisceaux commissuraux restés en place (fig. 76) ; les papilles stigmatiques disposées extérieurement sur un corps stigmatique sans bras (fig. 75).

Chez *Engelhardtia* section *Trichotocarpae* les stigmates sont commissuraux, divisés, prolongeant de longs styles, vascularisés semble-t-il, chacun, par un faisceau commissural flanqué de part et d'autre d'un demi-faisceau sutural ; les papilles sont latérales et non internes (fig. 76).

On voit en quoi le type *Psilocarpae* est vraiment intermédiaire entre le type valvaire et le type commissural.

L'évolution des stigmates chez les *Juglandaceae* semble en rapport avec l'existence de la déhiscence suturale (loculicide), laquelle se trouve liée à la scission longitudinale du faisceau carpellaire médian qui forme la nervure primaire des stigmates valvaires. Les stigmates primitivement valvaires tendraient à devenir commissuraux, au moins dans certaines lignées (*Carya, Engelhardtia*) qui auraient conservé leurs faisceaux stigmatiques commissuraux (ce qui n'est pas le cas par exemple de *Pterocarya*).

Nous avons dans les *Juglandaceae*, semble-t-il, un des plus beaux cas connus de série phylétique de stigmates. Est-ce à dire qu'il faille y voir l'indication de 4 carpelles potentiels ? Nous ne le pensons pas : *pourquoi les carpelles primitivement trifasciculés comme les sépales*

Source : MNHN, Paris

ne pourraient-ils pas se diviser longitudinalement et se reconstituer suivant un plan commissural ?

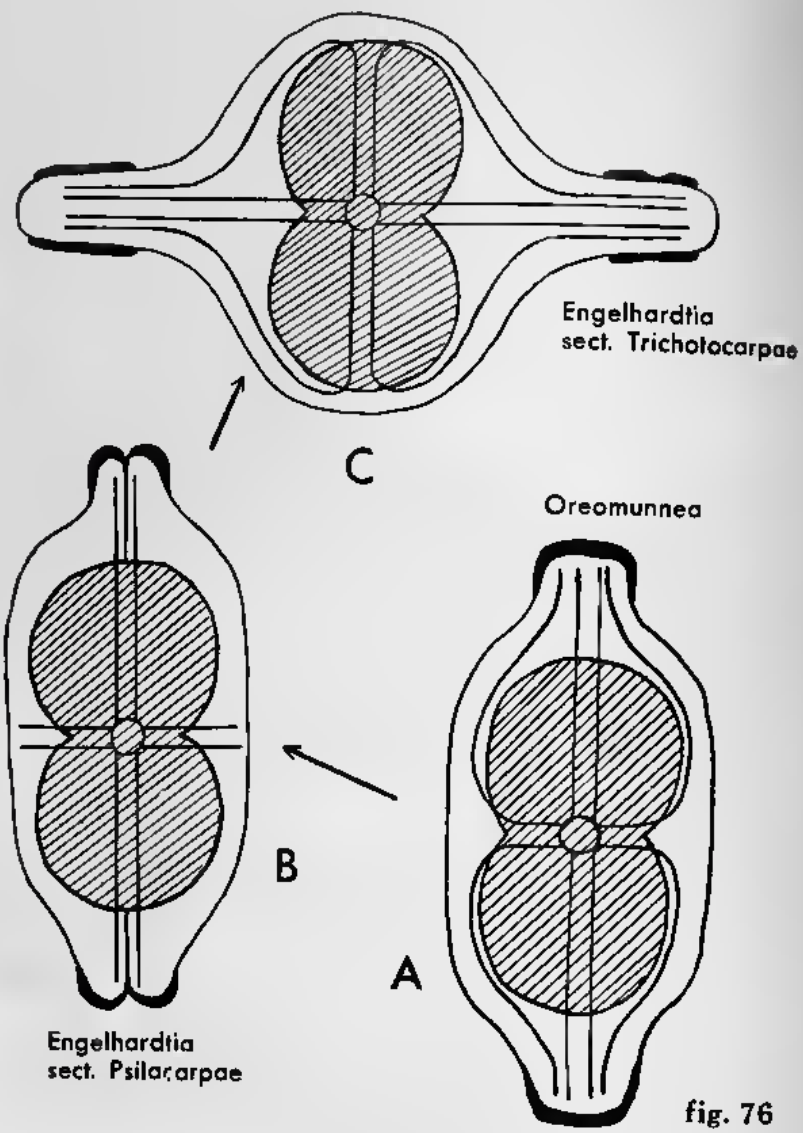


fig. 76

FIG. 76. — Diagrammes montrant le processus évolutif des stigmates chez les *Oreomunnoideae*. A, type initial avec disposition valvaire des stigmates comme chez *Oreomunnea* (et *Alfaroa*) ; 2 carpelles médians. B, type intermédiaire entre le précédent et C. C, type dérivé avec stigmates commissuraux et papilles stigmatiques latérales. Il semble que primitivement les stigmates des Juglandacées aient été valvaires et trifasciculés. En *noir* : papilles stigmatiques ; en *hachuré* : les deux carpelles médians ; les faisceaux ont été représentés sous leur forme double.

Source : MNHN, Paris

Résumé et Conclusions.

Les principaux faits à retenir sont les suivants : la diversité morphologique du genre est telle qu'on doit y distinguer deux sections. La section des *Psilocarpae* doit être considérée à beaucoup d'égards comme intermédiaire entre *Oreomunnea* et *Engelhardtia-Trichotocarpae*. L'évolution des stigmates du type valvaire au type commissural y est particulièrement frappante. L'existence d'une excroissance septale tabulaire chez les *Psilocarpeae* est le deuxième fait saillant.

Les fruits d'*Engelhardtia* se remarquent par leur involucre souvent accrescent, leur parenchyme intraloculaire abondant, la nature des sclérites de la coque.

Les faisceaux placentaires, dans la fleur ♀, montrent *axialement* jusqu'à l'insertion ovulaire surélevée : par cette structure des faisceaux placentaires *Engelhardtia* se distingue remarquablement d'*Alfaroa* et *d'Oreomunnea*.

Ces derniers genres en effet comportent de curieuses cloisons, secondaires et tertiaires, avec de nombreuses excroissances septales, et un système vasculaire placentaire en rapport avec ces cloisons. La croissance intercalaire du fruit touche la partie profonde très nettement inférieure au niveau où les différents faisceaux s'unissent dans la cloison primaire. Par contre chez *Engelhardtia* on peut penser que la croissance intercalaire ne touche que la partie haute, à partir du niveau où les différents faisceaux ont formé la colonne placentaire dans la cloison primaire.

Avant l'étude présente on ne connaissait des Juglandacées, du point de vue structural, que les genres *Juglans* et *Carya* que nous avons classés dans la même sous-famille, et dont la disposition placentaire peut être rapportée au même type. Rien n'était connu des genres *Annamocarya* et *Alfaroa-Oreomunnea-Engelhardtia* ; et par conséquent ils n'ont jamais été l'objet d'aucune tentative d'interprétation.

On doit cependant se demander, dès maintenant, en quelle mesure ces structures nouvelles seraient compatibles avec les interprétations proposées pour *Juglans* et *Carya*. La considération du diagramme d'un fruit d'*Oreomunnea* (fig. 70) doit détourner aussitôt de la théorie caulinaire : les faisceaux placentaires, si la coque est constituée de carpelles foliaires, ne pourraient que bien difficilement représenter une stèle. On peut au contraire invoquer leur disposition en faveur de l'homogénéité de la coque et des cloisons (comme chez *Annamocarya*) : ils sont en effet localisés partie dans celle-là, partie dans celles-ci.

Mais le schéma tieghemien ne convient pas davantage : chez *Alfaroa-Oreomunnea*, les placentaires principaux émanent des parties contiguës aux dorsaux, non des marginaux qui sont ici parfaitement constitués dans les stigmates. Et s'il y a des placentaires provenant des parties contiguës aux faisceaux marginaux, ce ne sont que des

Source : MNHN, Paris

placentaires surnuméraires. Les faisceaux marginaux ou ventraux de VAN TIEGHEM sont ici, incontestablement, de purs faisceaux placentaires. Et ici les véritables marginaux n'ont pas d'homologues chez *Juglans* ou chez *Pterocarya*. Ils en ont chez *Carya* : ce sont les faisceaux stigmatiques médians. On doit penser que les marginaux ont disparu au cours de la phylogenèse du type *Juglans*, alors qu'ils se sont maintenus chez *Carya-Annamocarya*. On a vu déjà que SHUHART inclinait à considérer les faisceaux stigmatiques commissuraux de *Carya* comme les marginaux des carpelles, et en tirait la conséquence de la nature caulinaire des placentaires. Nous n'acceptons pas, quant à nous, le dilemne qui veut que les faisceaux soient ou foliaires ou caulinaires.

On pourrait objecter que l'hypothèse d'un gynécée 4-carpellaire qui seul permettrait d'accepter la théorie sporophyllienne semble ici assez vraisemblable. On pense notamment aux Crucifères. Cette hypothèse n'est pas à retenir. Elle nécessiterait de poser l'autonomie des placentaires par rapport aux carpelles, et surtout elle ne s'harmonise pas avec l'ontogenèse des cloisons : la symétrie du fruit dans son ensemble est certainement à base 2, non 4. L'évolution des stigmates telle que nous l'avons décrite précédemment étaye aussi cette position.

Les observations faites sur *Alfaroa-Oreomunnea* viennent à l'encontre des vues de VAN TIEGHEM et de ses disciples concernant le caractère anatrope de l'ovule (il n'y a pas ici de faisceaux ovulaires récurrents), l'inversion des placentaires (aucune inversion n'a été observée, qui serait d'ailleurs inconcevable). Nous avons maintenant la conviction que le caractère fondamental de la famille, qui a été à diverses reprises considéré comme inexact, savoir, la disposition orthotrope de l'ovule, est un fait bien établi. C'est là un lien solide avec les Myricacées.

La pluralité ancestrale des ovules telle qu'elle a été postulée par VAN TIEGHEM et NAST, suivis récemment par HJELMQVIST, nous paraît non impossible, mais présentement sans fondement. Il y a chez *Alfaroa-Oreomunnea* 4 placentaires principaux, bien distincts et constants, liés aux cloisons tertiaires. Il y a donc au moins 4 cordons vasculaires qui s'unissent pour former le funicule ovulaire. Théoriquement au moins il doit en être ainsi chez *Juglans*, et théoriquement donc VAN TIEGHEM avait raison. Mais pratiquement, Miss NAST n'en verra que 2, et elle aura aussi raison. Les 4 cordons sont fonctionnels. Seule la conception sporophyllienne et appendiculaire que nous rejetons impose qu'un seul faisceau aboutisse à un seul ovule. Nous exposerons une conception personnelle toute différente qui mettra en avant, surtout, les croissances différentielles que nous avons vu être si importantes chez *Alfaroa*.

Source : MNHN, Paris

§ 5. — Genre *Platycarya* Sieb. et Zucc.

(= *Petrophiloides* Bowerbank).

Le genre *Platycarya* décrit par Siebold et Zuccarini en 1843 complète la liste des types morphologiques juglandacéens. Manning et Hjelmqvist, après C. de Candolle, ont très bien dégagé ce qu'il représente de singulier, notamment par ses inflorescences et l'involucre des fleurs. Le fruit, en particulier, dressé comme une pomme de pin (strobile), a vivement surpris les observateurs. Comme *Engelhardtia*, *Pterocarya* et *Annamocarya*, c'est un genre endémique de l'Asie. Il existe comme ceux-ci en Indochine (1) où des spécimens d'herbier en ont été récoltés dans les vingt dernières années (Poilane). Relativement aux autres genres de la famille il est difficile de le situer, et les auteurs, durant les décennies qui ont suivi sa reconnaissance, ont souvent hésité à l'inclure dans les Juglandacées. Unger, puis Nagel le considéraient comme primitif du fait de ses inflorescences verticales composites, tout ensemble ♂, ♀ et ☿. Ce n'est qu'avec Manning et Hjelmqvist que l'accent est mis, avec raison, sur les caractères dérivés.

En 1840 Bowerbank avait décrit un genre *Petrophiloides* d'après des spécimens fossiles provenant du bassin éocène de Londres. Tous les spécimens étaient rapportés à une seule et même espèce, *P. Richardsonii*. Quant aux affinités de ce genre, Bowerbank pensait à *Petrophila*, une Protéacée. Les auteurs subséquents, jusqu'en 1933, confirmèrent ou admirent cette opinion quand ils ne suggérèrent pas qu'il pouvait s'agir tantôt d'un *Sequoia*, tantôt d'un *Alnus*. C'est aux paléontologistes anglais Reid et Chandler qu'il appartenait, en 1933, de trancher la question, et d'établir que *Petrophiloides* est une Juglandacée et doit être considéré comme identique au genre de Siebold et Zuccarini, arbre de la flore asiatique actuelle.

Cette très belle découverte, qu'il y a tout lieu de considérer comme valable, s'ajoute au petit nombre de celles qui ont fait connaître des spécimens fossiles de plantes vivantes avant qu'elles ne fussent retrouvées dans la flore actuelle. Dans le cas présent, il est d'un extrême intérêt de trouver, de ce genre monotypique, endémique en Asie extrême-orientale, une station fossile dans le Bassin de Londres. Nous avons eu entre les mains un certain nombre d'échantillons de *Petrophiloides* : l'identification de Reid et Chandler nous semble justifiée et leur étude en tous points remarquable.

(1) Non signalé par Dode dans la Flore générale de l'Indochine.

Source : MNHN, Paris

Appareil reproducteur.

Inflorescences, parfois axillaires, mais généralement terminales à l'extrémité des pousses nouvelles, et constituées d'un ensemble de chatons ♂ latéraux, densément réunis, pédonculés, le chaton terminal étant sessile, *androgyne,* ♀ dans sa partie inférieure, ♂ vers l'extrémité, avec quelques fleurs ♀ souvent anormales dans sa partie médiane. Chatons ♂ et ♀ *érigés,* portant de nombreuses fleurs densément réparties. Parfois l'inflorescence est entièrement ♂, parfois composée de plusieurs groupes mixtes de chatons terminaux. Chatons ♂ rapidement caducs.

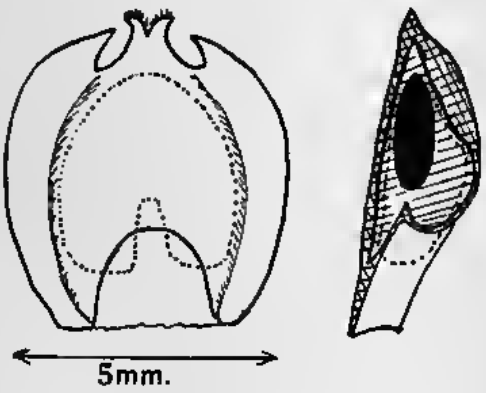


fig. 77

FIG. 77. — *Platycarya strobilacea.* Fruit vu du côté dorsal, et, (à droite) en coupe longitudinale suivant la cloison primaire. En pointillé la limite de la cavité ovarienne uniloculaire au sommet, nettement biloculaire au-dessous de l'insertion ovulaire. Stigmates transverses, valvaires, portant les papilles à l'intérieur. Les deux ailes transversales sont bien apparentes. La large et profonde échancrure basale représente le hile du fruit. En coupe on remarquera que le côté dorsal à droite est bombé, le ventral à gauche subplan. *En noir* la fenêtre septale, *en hachuré* partie ossense représentant la cloison ; *en hachuré-croisé* parties molles sectionnées. Noter la zygomorphie accentuée.

Fleurs ♀ *:* entièrement cachées contre le rachis par une grande et épaisse bractée persistante, laquelle est insérée directement sur celui-ci ; caractérisées par l'existence de deux ailes latérales peu prononcées, formant au sommet deux lobes, un de chaque côté des stigmates. Stigmates valvaires constitués par deux bras recouverts intérieurement de papilles. Carpelles 2 transverses, sans cloison secondaire. Apparemment, seulement 2 bractéoles ou 2 sépales constituent les ailes latérales. Pour MANNING il y aurait une nature double de ces ailes qui représenteraient, chacune, sépale + bractéole ; parfois aussi les sépales postérieur et antérieur pourraient être présents. Zygomorphie assez nette.

Fleurs ♂ : extrêmement simples, réduites à une bractée et aux étamines (jusqu'à 10 ou plus).

Source : MNHN, Paris

Fruit : à ailes latérales ; déprimé en une profonde fossette, dorsale et basale, par où il s'insère à la bractée et au rachis. Les faisceaux placentaires empruntent cette fossette, creusée presque jusqu'à l'insertion ovulaire, et constituant en quelque sorte, par sa convexité dans la loge, la partie inférieure de la cloison primaire (fig. 77).

Anatomie du fruit.

La dissection attentive du fruit et quelques coupes grossières pratiquées à la main nous ont rapidement convaincu que la structure de *Platycarya* correspond assez bien à celle de *Petrophiloides* étudiée par Reid et Chandler. Nous reproduisons ici les schémas que ces auteurs ont donnés, d'après les différents niveaux de sections transversales (fig. 78). Nous ajouterons que le parenchyme de remplissage est ici de règle comme dans les autres genres (fig. 77²).

fig. 77²

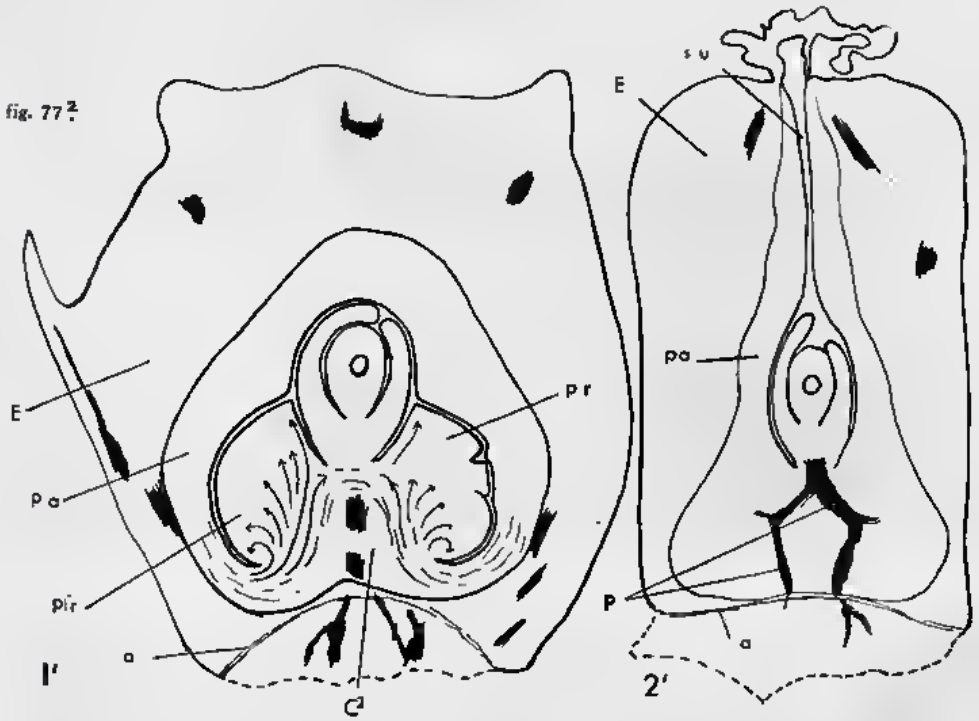


Fig. 77². — Fleur ♀ adulte de *Platycarya*. Schémas de sections longitudinales dans le plan sutural (1') et dans le plan commissural (2').

En 1' le plan de coupe ne passe pas par les stigmates, ce qui tient au fait que ceux-ci sont fortement inclinés du côté adaxial (et peut-être aussi à une certaine obliquité de la coupe). Le parenchyme de remplissage occupe entièrement les deux parties de la loge, de part et d'autre de la cloison. Celle-ci laisse voir une trace vasculaire discontinue. Les flèches indiquent l'orientation des cellules du parenchyme de remplissage en liaison avec le parenchyme de la cloison et celui de la paroi. La sériation en couches des cellules dans la paroi est symbolisée par des traits discontinus.

En 2' il n'existe aucun parenchyme de remplissage. La vascularisation placentaire est de type juglandacéen bien caractérisé.

a, ligne d'abscission ; C¹, cloison primaire ; E, « exocarpe » parenchymateux ; P, faisceaux placentaires ; pa, paroi ovarienne ; pr, parenchyme de remplissage ; su, ligne de suture.

Source : MNHN, Paris

Morphologiquement, la fleur ♀ et le fruit de *Platycarya* montrent que nous sommes là devant une plante profondément différenciée, isolée et probablement en voie d'extinction. La spécialisation a amené à une extrême réduction des fleurs : les 2 bractéoles et 2 sépales se seraient maintenus en se spécialisant en ailes, lesquelles favorisent la dispersion (retardent la chute du fruit).

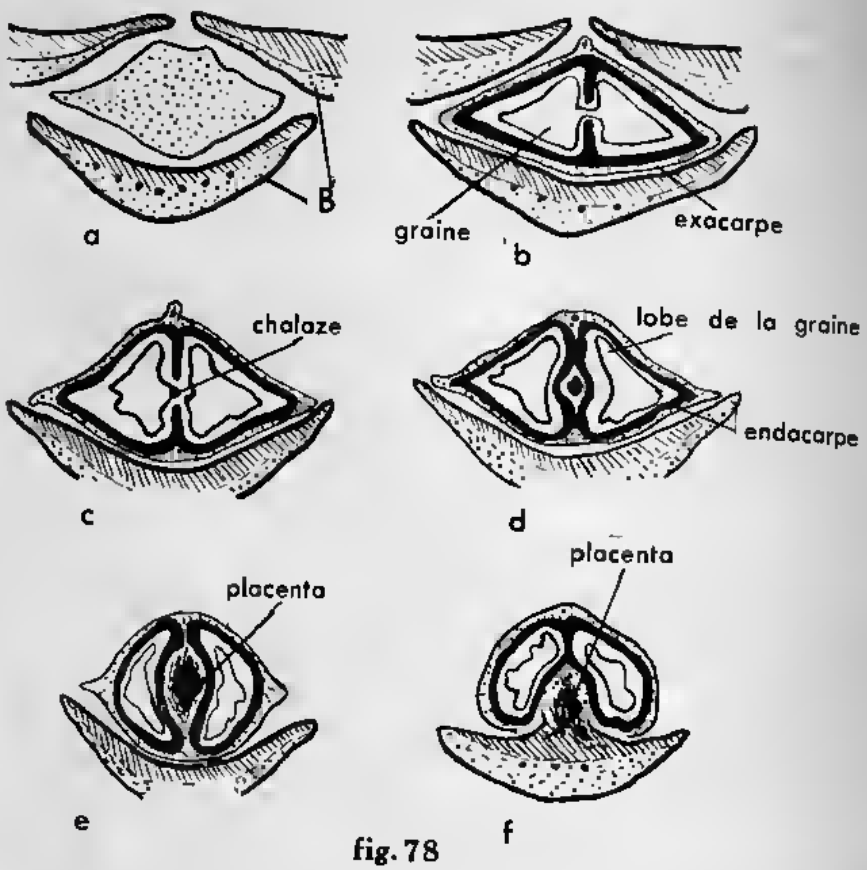


fig. 78

FIG. 78. — *Petrophiloides Richardsonii* (= *Platycarya*). a-f, sections transversales successives d'un fruit depuis le sommet jusqu'à la base : a, près du sommet à travers l'exocarpe ; b, vers le milieu du fruit montrant l'endocarpe bilobé et la graine ; c, au niveau de la chalaze ; d, vers la base au niveau où l'endocarpe est complètement divisé en deux lobes : e, un peu plus bas, la colonne placentaire est plus importante ; f, niveau plus bas encore montrant l'origine basale-latérale du placenta et ses rapports avec la bractée axillante (B, bractées) (d'après REID et CHANDLER).

Source : MNHN, Paris

Anatomie et histologie de la fleur ♀ (1).

Fleur voisine de l'état adulte ; hauteur : 1,8 mm ; largeur : 1,8 mm :

Observations d'après une série de sections transversales depuis la base de la fleur jusqu'au sommet
(Fig. 78² et 78³ ; Pl. XXXI, 75-76).

A l'extrême base, si la fleur a été détachée avec soin du rachis inflorescentiel, assez profondément pour permettre d'obtenir l'ensemble du soubassement floral avec la trace de la bractée, on observe une stèle bien constituée. En s'élevant on note l'apparition d'un bombement parenchymateux du côté antérieur (fig. 78³, 18'), puis deux extensions latérales aliformes (17'). Le bombement antérieur représente une section du coussinet bractéaire, caractérisé par une trace plurilacunaire.

Immédiatement au-dessus du niveau d'insertion de la bractée plusieurs faisceaux se distinguent de l'ensemble (16') : deux antérieurs (= abaxiaux), deux postérieurs (= adaxiaux), deux dorsaux, deux ensembles aliformes. Les autres faisceaux se rassemblent rapidement en deux groupes dans le plan antéropostérieur ou plan commissural, les trachées étant tournées vers l'axe floral : ce sont les deux cordons placentaires, et d'un type juglandacéen classique (Fig. 77²). Ils résultent, comme ceux de *Juglans*, d'apports disposés suivant une symétrie radiaire. Juste au-dessous de la cloison ces placentaires se présentent comme prolongeant ce qui reste de la stèle florale, et ce n'est que dans la cloison qu'ils se disposent en deux cordons ; dès que la loge ovarienne se marque (15', et surtout 14').

Au niveau où nous nous trouvons (14') l'organisation est nettement définie : deux gros cordons placentaires ; deux masses de parenchyme de remplissage attenantes à la cloison, et occupant parfaitement les deux parties de la loge.

Dans la coupe 13' le niveau de jonction des placentaires est atteint, le funicule est constitué.

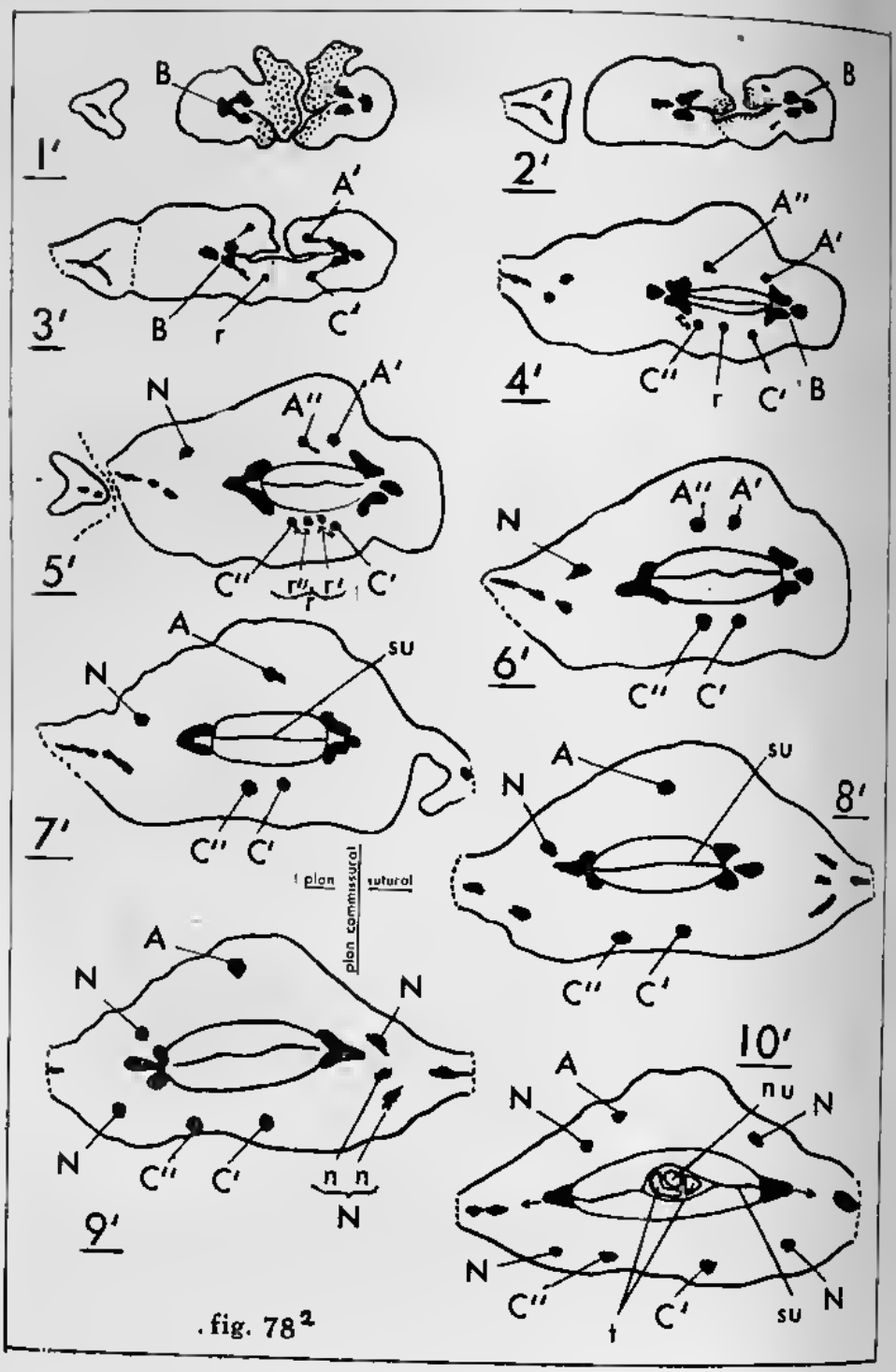
Plus haut (12') le fait frappant est l'extrême réduction du parenchyme de remplissage et de la loge, et l'existence d'une ligne de suture bien marquée. Le faisceau abaxial droit se dichotomise.

Plus haut (11' et 10') on note la disparition des cornes du parenchyme, l'occupation intégrale de la loge par l'ovule (nucelle avec sac

(1) Cette étude sur la fleur de *Platycarya* n'a pu être faite que tardivement, alors que cet ouvrage était en cours d'impression. Nos recherches anatomiques d'après le matériel d'herbier s'étaient soldées par un échec, et, l'arbre n'existant ni au jardin des Plantes, ni à l'Arboretum Vilmorin de Verrière, nous avions renoncé. Nous savons maintenant qu'un bel exemplaire fleurit et fructifie parfaitement dans le domaine de Barres ; M. l'Ingénieur Turpin a bien voulu, sur la demande de M. le Conservateur Rol, nous récolter le précieux matériel utilisé présentement. Nous renouvelons ici notre bien vive reconnaissance à MM. Rol et Turpin.

Source : MNHN, Paris

embryonnaire en développement et tégument). Le tégument se termine par deux languettes disposées dans le plan sutural (Pl. XXXI, 75).



. fig. 78[2]

Source : MNHN, Paris

Les faisceaux antérieurs sont divisés. L'un des postérieurs aussi. L'autre se dirige vers l'aile la plus proche.

La coupe 9' se situe au-dessus de la loge. Il n'y a plus qu'un faisceau postérieur ; toujours deux dorsaux et deux antérieurs. Les deux faisceaux issus de la division de ces derniers, et visibles en 10', vont s'intégrer à l'ensemble vasculaire des ailes. L'un des faisceaux postérieurs a eu la même destinée.

En 8' le faisceau issu de la division d'un des faisceaux postérieurs gagne rapidement l'aile voisine.

En 7'-6' le sommet d'une des ailes latérales est atteint. Le faisceau postérieur, resté seul, se divise à son tour et reconstitue ainsi deux faisceaux postérieurs. Les faisceaux dorsaux augmentent de volume.

En 5' et 4' (et aussi Pl. XXXI, 76), les deux faisceaux antérieurs envoient réciproquement une ramification l'un vers l'autre. Ces ramifications fusionnent en un faisceau qui meurt aveuglément dans le parenchyme stylaire : ce faisceau est encore visible en 3', à côté de deux postérieurs et deux antérieurs, lesquels jouent le rôle de branches stigmatiques latérales.

C'est le niveau où les dorsaux atteignent leur plus grand volume : ils forment des renflements, des paquets d'« éléments trachéaires ». C'est le niveau aussi où les faisceaux des ailes se pulvérisent en fines ramifications terminales. Du côté adaxial la bifurcation des stigmates est atteinte, non du côté abaxial.

En 2' et 1' les deux stigmates sont séparés, la seconde aile est libérée.

Variabilité du squelette vasculaire.

La description précédente porte sur une fleur donnée. Nous avons procédé à une étude comparative sur une douzaine de spécimens et nous sommes en mesure de définir les caractères constants, de dégager *le plan vasculaire de la fleur.*

Fig. 78[2]. — *Platycarya* : Sections transversales d'une fleur ♀ ayant à peu près atteint sa taille adulte. Numérotation des figures de 1' à 16', depuis le sommet jusqu'à la base (cf. suite fig. 78[3]).

Les faisceaux A', C', A", C", r, r', r", s'observent dans la partie supérieure de la fleur, au dessus du niveau où les ailes sont soudées au corps floral ; ce sont *topographiquement* au moins, des faisceaux appartenant au gynécée, des faisceaux carpellaires ; B-B, f. dorsaux ; A'-A", f. postérieurs ou adaxiaux; C'-C", f. antérieurs ou abaxiaux ; r, f. résultant du fusionnement de r' et r", eux-mêmes représentant respectivement des ramifications de C' et C".

Plus bas, dans la partie où gynécée et ailes sont concrescentes : les f. A'-A" sont réunis en un seul faisceau A (7'). Les faisceaux N irriguent les ailes. Fusionnés l'un avec C', l'autre avec C", ils constituent les deux faisceaux abaxiaux complexes C-C ; un troisième fusionné avec A forme un faisceau adaxial complexe (A+N) ; un quatrième reste simple (N), placé en position adaxiale. Une section basale (15') montre les faisceaux : 2 adaxiaux, N et (A+N) ; 2 abaxiaux, C-C ; 2 dorsaux, B-B ; des petits faisceaux P qui se rassemblent pour former 2 cordons placentaires (visibles en 14').

E, « exocarpe » parenchymateux ; fu, funicule ; lo, loge ; n, partie composante d'un faisceau N ; pa, paroi ovarienne ; pr, parenchyme de remplissage ; se, sac embryonnaire ; si, sinus loculaire ; su, ligne de suture ; S, faisceaux des ailes ; t, tégument (qui se termine au sommet par 2 languettes dans le plan sutural).

Source : MNHN, Paris

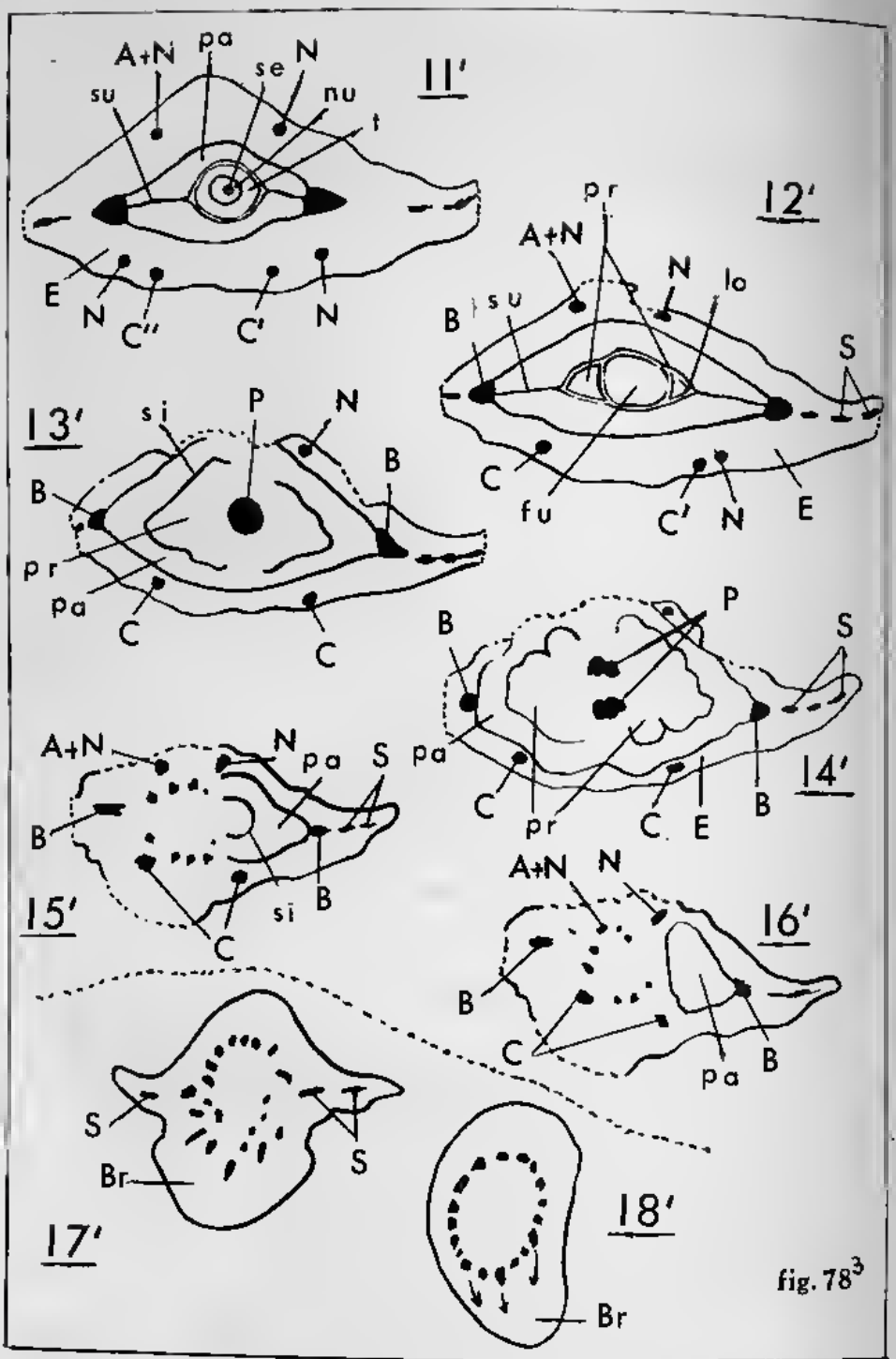


FIG. 78³. — *Platycarya* : suite de la série précédente à la légende de laquelle on se reportera. 17'-18' sont des sections d'une autre fleur d'un développement comparable, sections montrant deux niveaux passant par le soubassement de la bractée. Celle-ci est plurilacunaire. Dans les figures 1'-16' la bractée n'est pas représentée.

Source : MNHN, Paris

Les variantes les plus notables sont les suivantes :

— La vascularisation postérieure, ici décrite, peut se rencontrer en position antérieure, et réciproquement.

— La vascularisation postérieure ou antérieure peut être constituée de deux faisceaux (A+N) qui, après le départ de N, fusionnent sur un certain trajet, pour se dichotomiser plus haut.

— les faisceaux antérieurs et postérieurs peuvent ne pas se dichotomiser, et, alors, se diriger vers les ailes. Un cas a été observé où trois faisceaux sur quatre gagnaient ainsi les ailes, seul le quatrième se dichotomisant normalement ; puis la branche de ce quatrième faisceau destinée aux stigmates se dichotomisait en cours de trajet, une seconde fois, envoyant un petit faisceau dans chaque stigmate.

— Quand, par hasard, les faisceaux antérieurs et postérieurs ne se dichotomisent pas en faisceaux latéraux et stigmatiques, mais se comportent seulement comme de purs faisceaux des ailes, on constate que, du côté où s'observe ce fait, c'est entre les dorsaux que s'établissent des connexions infrastigmatiques importantes.

— Des faisceaux destinés aux ailes peuvent se détacher des dorsaux jusque vers le niveau d'insertion ovulaire.

— Il y a toujours des relations entre les dorsaux à un niveau immédiatement infrastigmatique, mais assez variables dans le détail, et parfois négligeables.

Diagramme du squelette vasculaire.

En raison de la constance de l'architecture conductrice décrite ci-dessus, nous nous sommes cru autorisé à considérer comme significatif le diagramme, qui, construit d'après les données de l'analyse précédente, présente en quelque sorte une synthèse de celle-ci. L'effort a porté sur l'expression des faits concernant les faisceaux de l'« exocarpe » et des stigmates (fig. 78[4]).

Fleurs à trois carpelles.

Les fleurs anormales de cette nature ne sont pas très rares : le carpelle surnuméraire est situé en position antérieur. Anatomiquement la fleur comporte trois cloisons primaires, trois dorsaux, trois stigmates. Dans la moitié inférieure de la fleur, depuis la base jusque vers le niveau d'insertion ovulaire on trouve les deux faisceaux antérieurs et les deux faisceaux postérieurs fondamentaux. La liaison du dorsal et du carpelle a déjà été établie chez *Pterocarya* : jamais chez les Juglandacées, le dorsal ne fait défaut ; il est toujours dans le plan sutural.

Jeune fleur ♀ au stade du primordium nucellaire non tégumenté (pl. XXXI, 74).

L'étude ontogénétique n'a pu être faite. Nous avons cependant pu analyser une fleur à un stade de développement peu avancé par

Source : MNHN, Paris

rapport aux stades considérés précédemment : il s'agissait de fleurs d'environ 0,9 mm de largeur, avec tégument ovulaire à l'état d'initium.

Voici les quelques observations qui s'imposent à ce stade :

— L'initium tégumentaire se présente sous forme de deux petites proéminences dans le plan sutural, à la base du primordium ovulaire.

— Une section transversale à un niveau inférieur à l'insertion nucellaire (Pl. XXXI, 74) montre que les deux sinus loculaires sont marqués au sein du tissu ovarien, lequel présente un caractère méristématique accusé.

— Une zonation antéro-postérieure, due à l'existence de cellules moins chromophiles que dans les autres tissus ovariens, marque la cloison. Cette zonation exprime une parenchymatisation déjà visible qui s'étend, en longueur, d'un bord externe de l'ovaire à l'autre. En largeur elle intéresse une vaste bande et se dilate, axialement, autour de l'ensemble procambial placentaire.

— Le parenchyme de remplissage n'existe pas, mais il est déjà représenté par un méristème : la croissance définie de ce méristème donnera le parenchyme en cause.

La vascularisation infrastigmatique et la trachéogenèse.

Il y a chez *Platycarya*, vers le sommet de la fleur, un niveau de *condensation vasculaire* marqué à la fois dans les carpelles et dans les ailes. Ces faits ont été exprimés dans notre diagramme (fig. 78[4]) : la *vascularisation infrastigmatique* y est symbolisée par les faisceaux r, r', r'', par les connexions A'-A'' et par le soudain élargissement des faisceaux dorsaux. Dans les ailes on a figuré les bouquets de ramifications.

Autre constatation : des fleurs, éclaircies à la potasse et colorées à la saframine, montrent la *discontinuité* du réseau trachéaire. Les trachées (longues et courtes), dans une fleur en développement, se différencient à partir de nœuds (cf. travaux de Pélissier), lesquels nœuds se trouvent ici initialement isolés au sein du parenchyme de l'« exocarpe » ; les trachées vont à la rencontre l'une de l'autre, suivant des chemins procambiaux, pour constituer les faisceaux. Sous les stigmates on trouve parfois des paquets de trachées sans liaison avec le système d'ensemble.

Le processus de trachéogénèse est discontinu ; il n'est ni acropète ni basipète. Il est particulièrement actif dans le sommet de la fleur.

Quel est le déterminisme de cette trachéogénèse ? Quelle est la signification du « magma vasculaire » infrastigmatique ? Les réponses à ces problèmes demanderont de longues études, notamment ontogénétiques, et cytologiques.

Les processus de substitution. — Il ne faut pas attacher une valeur trop grande à tel ou tel faisceau particulier, mais au plan d'ensemble. Nous touchons là une question générale autour de laquelle

Source : MNHN, Paris

on s'est souvent affronté. Voici notre position : plutôt que prédéterminé, le plan vasculaire résulte des conditions physiologiques du développement : c'est un processus second, non initial, déterminé plutôt que déterminant. Ce n'est qu'avec des oscillations dont l'amplitude se révèle à l'expérience qu'il se réalise. Il faut connaître toutes les oscillations pour dégager le plan d'ensemble, et ne pas prêter à l'une d'elles la signification que celui-ci, seul, peut comporter.

Les oscillations semblent ici des *processus de substitution*. Nous en citerons deux cas :

1) Quand par exemple les faisceaux antérieurs ou postérieurs gagnent les ailes sans se dichotomiser (terme descriptif, mais combien faux ! sous l'aspect trachéogénétique), d'énormes connexions infrastigmatiques s'établissent entre les dorsaux, du côté où les faisceaux antérieurs ou postérieurs font défaut. On peut penser que le nœud trachéaire se forme toujours, mais qu'il se raccorde selon tes conditions spéciales où il se trouve. 2) Quand l'un des deux faisceaux antérieurs, ou des deux faisceaux postérieurs, se rend directement à l'aile, sans se dichotomiser, l'autre faisceau se dichotomise deux fois, successivement : ainsi se forment quand même deux faisceaux stigmatiques latéraux.

Le Parenchyme de remplissage. La paroi et la cloison ovariennes.

Une coupe transversale (Pl. XXXI, 77) ou longitudinale (Pl. XXXI, 72,73) montre que la paroi ovarienne se signale par son aspect stratifié et le caractère méristématique de ses cellules ; que le parenchyme de remplissage apparait comme le prolongement, sous une forme un peu particulière, du parenchyme de la cloison et de la paroi. Des coupes à certains niveaux montrent qu'il existe quelques couches de cellules tapissant la loge qui représentent un véritable endocarpe. Il y a homogénéité histologique et histogénétique entre l'endocarpe et le parenchyme de remplissage. Fait remarquable : la couche unisériée limitant intérieurement la paroi, extérieurement aux sinus, présente un assez grand nombre de divisions *périclinales*, notamment vers le niveau inférieur de la loge (Pl. XXXI, 72-73).

Aux indentations, parfois profondes, qui ont amené HJELMQVIST à parler de trichome pour désigner le tissu en cause, s'ajoutent d'autres caractères intéressants : la sériation des cellules — en continuité avec celle des parois — et l'orientation en éventail des séries cellulaires. Le mouvement histogénétique du parenchyme de remplissage (indiqué par des flèches, fig. 77[2]) est tel qu'un durcissement précoce de la partie profonde de ce parenchyme créerait une excroissance tabulaire de type *Engelhardtia* (fig. 72). Il y a un épaississement axial considérable de la cloison formant deux ailes disposées dans le plan sutural, et qui représentent une ébauche de cloison secondaire (Pl. XXXI, 77). Un durcissement précoce de cette aile axiale aboutirait à la création du type normal rencontré chez *Annamocarya* ou *Carya ventricosa*.

Source : MNHN, Paris

Le parenchyme de remplissage n'est qu'une couche plurisériée, périphérique, limitant les sinus du côté des cloisons.

La tendance est générale, chez les Juglandacées, à former des excroissances et des cloisons : les unes et les autres à partir d'un même tissu. Dans une jeune fleur de *Platycarya* (Pl. XXXI, 74) *il n'y a pas formation de cloison,* mais formation de deux sinus en arcs de cercle qui enserrent un parenchyme central : les sinus sont comme une sorte d'entaille, résultant d'un arrêt de croissance, au sein d'un tissu homogène. La formation de la cloison apparaît comme la conséquence de la construction des sinus. Beaucoup plus qu'une cloison c'est un socle ovulaire résultant d'une sorte de phénomène de « surrection ». La croissance en diamètre et en hauteur de l'ovaire porte à la fois sur les parois et sur la cloison : d'où le creusement des sinus,

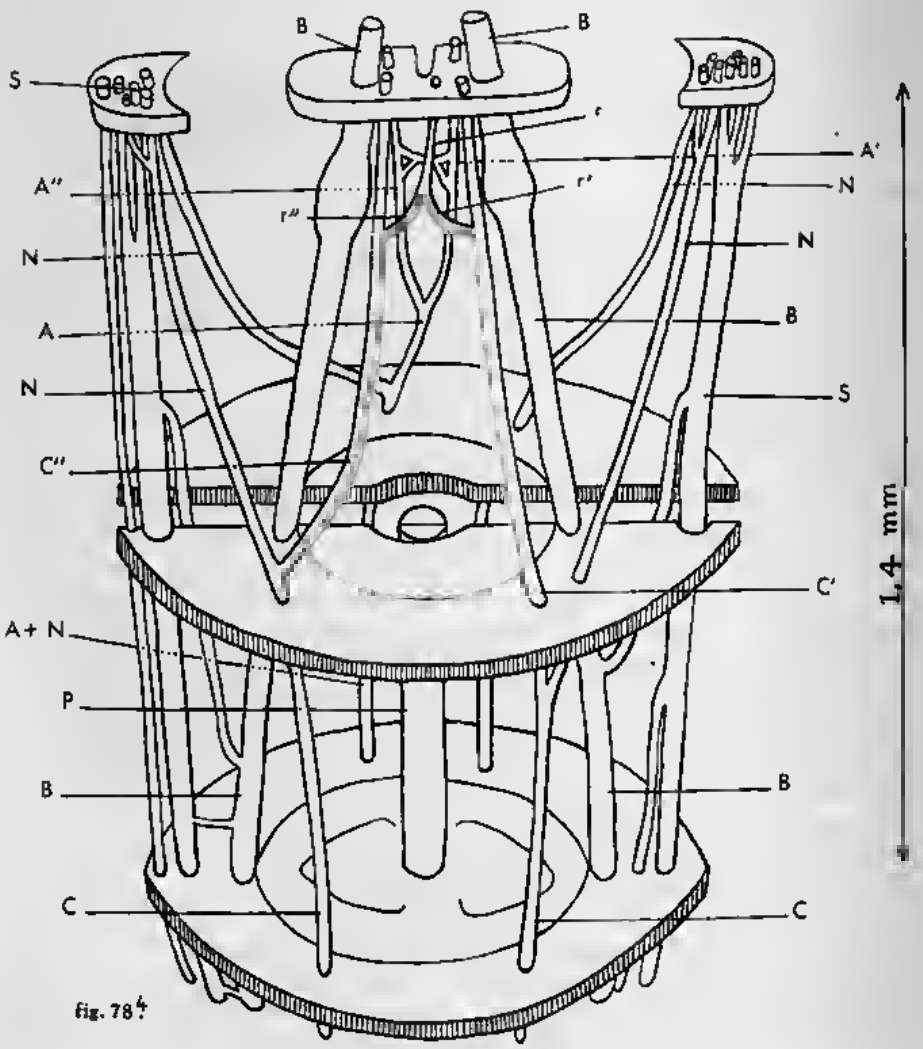


fig. 78 4

Source : MNHN, Paris

qui restent à l'état de sinus du fait de la croissance et de l'action de comblement du parenchyme de remplissage.

Mais pourquoi ces sinus se situent-ils de façon définie par rapport aux sutures ? par rapport aux stigmates ? il faudra revenir sur ce point.

Retenons ici que le cas de *Platycarya* permet 1°) de considérer que paroi et cloison, avec leurs annexes, sont d'une même nature fondamentalement homogène, 2°) de rejeter l'hypothèse d'une cloison résultant d'un repliement (ce que confirme l'orientation stélique des placentaires).

Le tégument ovulaire bilobé.

Assez généralement les coupes transversales au niveau du tégument ont révélé l'existence de deux languettes apicales dans le plan sutural. Dans les deux fleurs tricarpellées étudiées, une languette de petite taille se situe du côté de la suture surnuméraire, une grande languette en forme de croissant, du côté opposé, et s'étendant sur toute la distance qui sépare les deux sutures normales. Il nous est arrivé d'observer dans une des deux fleurs tricarpellées le cas suivant : une coupe apicale révèle trois languettes deux devant les sutures normales, une devant la cloison normale. Une coupe un peu au-dessous montre que ces trois languettes se soudent, mais qu'une petite languette apparaît en face, du côté de la suture anormale. Nous retrouvons à ce niveau : une grande languette en croissant et une petite (il est possible qu'il y ait fondamentalement trois languettes dans la fleur tricarpellée).

Fait plus rare : nous avons constaté qu'au niveau funiculaire la couronne tégumentaire se trouve soudée au funicule en deux régions, du côté antérieure et du côté postérieure. En d'autres termes, deux

---

Fig. 784. — *Platycarya* : diagramme du squelette vasculaire d'une fleur ♀, voisine de l'état adulte. Montage établi d'après la série de sections transversales analysée précédemment (fig. 782-783) et compte tenu d'observations faites sur un certain nombre d'autres séries. Le souci de simplification a amené à négliger la forme d'ensemble, les proportions et, surtout, la structure transitionnelle entre la stèle infraflorale et les faisceaux proprement floraux. Simplification qui de plus, fait que les cordons placentaires, quoique peu compliqués en fait, sont ici schématisés sous forme d'une unique colonne dont le sommet représente le funicule ovulaire ; n'étaient certaines exigences de présentation graphique, la colonne placentaire aurait une hauteur beaucoup moindre. Cette reconstitution dans l'espace vise la partie comprise, dans les figures précédentes, entre les niveaux 14'-13', 12' et 3'. Ces trois niveaux sont concrétisés dans le diagramme par trois plans transversaux. Le plan supérieur met en évidence les stigmates vers le niveau de bifurcation, et les deux ailes latérales indépendantes. Le plan intermédiaire (12') a été conventionnellement fendu suivant le plan sutural (transverse). Noter qu'en réalité la ligne de suture ne s'étend pas au parenchyme de l'« exocarpe ». Le *magma* infrastigmatique a été exprimé par le renflement des dorsaux et les connexions entre faisceaux stigmatiques. De même ont été schématisés les bouquets de ramifications visibles dans les lobes aliformes.

La signification des lettres A, A', A", B..... est la même que dans les figures 782-783. L'orientation est aussi celle de ces mêmes figures ; plus exactement le côté abaxial est tourné vers le lecteur.

Source : MNHN, Paris

sinus sont présents, séparés par un mur antéro-postérieur. Il semble ainsi se confirmer que le tégument serait normalement composé de deux unités disposées dans le plan des sutures dorsales.

On est frappé de cette correspondance : d'une part, deux stigmates et deux sinus loculaires dans le plan sutural ; d'autre part, deux apex tégumentaires, deux sinus à la base du nucelle, également dans le plan sutural. Ces faits devront être réétudiés par les méthodes de l'ontogénétique comparative.

Résumé et conclusions.

Il est aisé de relier *Platycarya* aux autres Juglandacées par les caractères communs à toutes les structures dans cette famille singulière.

Faisceaux dorsaux, faisceaux placentaires, parenchymes de remplissage et de bordure... se retrouvent dans tous les genres.

Des problèmes structuraux propres à *Platycarya* restent cependant posés concernant notamment 1°) les faisceaux de l'« exocarpe » 2°) les magmas vasculaires infrastigmatiques.

1°) *Faisceaux de l'« exocarpe » :* nous désignons sous ce vocable tous les faisceaux extérieurs aux parois ovariennes.

Quelle est la signification des faisceaux antérieurs et postérieurs ? Doit-on les considérer comme homologues des commissuraux déjà vus chez *Alfaroa-Oreomunnea ?* ou comme représentant des sépales antéro-postérieurs ? des sépales latéraux ? L'anatomie ne permet pas de répondre avec assurance. On doit cependant reconnaître l'existence générale de faisceaux latéraux des stigmates (beaucoup moins importants d'ailleurs que les faisceaux commissuraux vus chez les autres genres) et de faisceaux latéraux des ailes de l'exocarpe. Depuis la base de la fleur le système placentaire est complètement indépendant des faisceaux stigmatiques. Il n'y a pas de faisceaux commissuraux typiques.

Nous inclinons à considérer les faisceaux antérieurs et postérieurs (N) qui irriguent les ailes comme de nature sépalaire. Les ailes seraient à la fois (anatomiquement) bractéolaires et sépalaires ; ce qui est la conception de Manning, lequel fait remarquer avec raison que les ailes ont souvent un double apex. Hjelmqvist, par contre, pense avec Nagel, que les ailes seraient simplement sépalaires.

2°) *Les magmas vasculaires infrastigmatiques :* toute interprétation de ces faits, en l'état actuel de nos connaissances, ne serait que purement conjecturale.

De façon générale la réduction de la fleur a été corrélative d'un élargissement transverse, d'un aplatissement : la structure vasculaire correspond assez à cette évolution.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV.

PALÉOCARPOLOGIE.

Il est surprenant à l'extrême qu'attachée assidûment, depuis plus d'un siècle, à l'étude des Juglandacées fossiles, famille qui se prête mieux que tout autre aux recherches de cet ordre, la Paléontologie n'ait pas réussi à dégager les caractères essentiels sur quoi s'appuyer. Elle s'est obstinée, en particulier, à vouloir identifier des genres comme *Carya* et *Juglans* d'après les seules coques de noix que la fossilisation a préservées. C'est là, avec les éléments d'information dont elle disposait, une gageure intenable et les résultats, contradictoires au possible, montrent assez qu'elle n'a réussi qu'à s'enliser davantage. Actuellement encore, aucun paléontologiste ne peut prétendre raisonnablement savoir départager ces deux genres sur simple observation de coques fossiles, quand celles-ci proviennent d'espèces situées aux confins du genre, et quelque parfait qu'en soit l'état de conservation. Qui plus est, et ceci explique cela, on ne sait pas davantage s'y retrouver dans la reconnaissance de certaines espèces vivantes éloignées du type quand on ne dispose que des noix (1). En somme, la Botanique ne fournit pas à la Paléontologie de critères valables.

Un approfondissement de nos connaissances s'imposait que nous avons entrepris : les moyens d'investigation mis maintenant au service de la Paléontologie s'en trouvent presque entièrement renouvelés. Les critères que nous proposons pour différencier les noix, fossiles ou actuelles, de *Juglans* et de *Carya* nous paraissent maintenant définitivement établis. Dans le cadre de notre étude la Paléontologie des organes végétatifs ne pouvait être envisagée : seuls ont été considérés les fruits fossiles des genres *Juglans*, *Carya* et *Platycarya*. Nous ne faisons état ici que des faits les plus solidement établis, notamment d'observations résultant d'une étude directe, d'après nature, des échantillons. Du point de vue paléontologique ce chapitre paraîtra donc fort incomplet, mais du point de vue de la morphologie générale des Juglandacées, du point de vue des structures, il mettra en lumière les différents types connus.

(1) Réduites à leur coque.

Source : MNHN, Paris

1. — *PALÉOCARPOLOGIE DU GROUPE JUGLANS-CARYA.*

§ 1. — Les critères de détermination.

Il n'est pas question de réviser la longue liste des *Carya* ou *Juglans* fossiles rapportée par les auteurs. NAGEL dès 1914 en publiait des pages. Il faudra cependant refaire ce travail s'il est possible de réunir la collection des fossiles trouvés un peu partout dans l'hémisphère N des deux Mondes.

NAGEL considérait que *Carya costata* (Ung.) de l'Oligomiocène d'Europe et d'Amérique pouvait appartenir au groupe ancestral dont seraient issus *Juglans* et *Carya*, mais MÄDLER (1939) en fait un *Juglans*, revenant ainsi à la conception de UNGER qui baptisa cette plante *Juglans costata*. Nous reviendrons sur cette question. Parmi les noix fossiles dont l'attribution générique a donné lieu à controverses nous retiendrons surtout, comme symbolique, *Juglans ventricosa* Brongn. de l'Oligocène et du Néogène d'Europe (Saxe, Hesse, Bohême, Galicie, Lombardie, Toscane). C. DE CANDOLLE avait étudié un de ces fruits, provenant de Salzhausen (Hesse). « Son apparence extérieure rappelle assez celle d'un fruit de *Carya*, et je comprends, écrit DE CANDOLLE, que les auteurs l'aient presque tous comparé au *Juglans alba* qui est notre *Carya alba* Nutt. Il est lisse, finement strié. En le coupant transversalement à trois hauteurs différentes, j'ai pu constater qu'il diffère notablement de *C. alba*, ainsi que des autres *Carya*. En effet ses cloisons intérieures, ainsi que la coque même de la noix sont *creusées de cavités larges*, rappelant, toutes proportions gardées, celles d'un fruit de *Juglans*. Parmi les fruits de *Carya*, le seul dont les cloisons et la coque offrent des lacunes un peu larges, est le *C. aquatica*, mais il diffère du fruit en question par sa forme et par l'épaisseur de sa coque et de ses cloisons. Il me paraît donc plus naturel de rapprocher *J. ventricosa* Brongn. des *Juglans* que des *Carya*, bien qu'il diffère de toutes les espèces de *Juglans* de la flore actuelle ».

C'est essentiellement, on le voit, le caractère lacuneux ou non de la coque qu'utilise cet auteur dans ses déterminations. Mais d'autres traits, généralement valables, ont été bien mis en relief par C. DE CANDOLLE, et largement employés depuis par les paléontologistes : extérieurement la coque des *Carya* est presque toujours lisse ou finement striée et *anguleuse* (sauf chez *Carya aquatica*). Les noix de *Juglans* sont *rugueuses* ou striées longitudinalement.

La suture des valves à peine marquée d'une fente chez *Carya* s'accuse fortement chez *Juglans* par une *côte saillante*.

Enfin les cloisons sont chez *Carya* au nombre de quatre, deux ventrales (notre cloison primaire) et deux dorsales (notre cloison secondaire), sauf chez *C. olivaeformis* Nutt. et *C. myristicaeformis* Nutt. (1). Les noix de *Juglans* renferment deux ou quatre cloisons.

(1) Espèces que l'on peut grouper pour simplifier sous la dénomination *C. illinoensis* (Wang.) K. Koch.

Source : MNHN, Paris

Ces notions ont été certes précisées par les auteurs récents, mais maintenues à peu près intégralement, et KIRCHHEIMER (1951), l'un des paléontologistes connaissant le mieux la flore fossile angiospermienne de l'Allemagne (et singulièrement les Juglandacées) récapitule ainsi les caractères distinctifs :

1) La présence d'un « pseudoexocarpe » (brou) à déhiscence valvaire caractérise *Carya* ;

2) Le fruit de *Carya* montre quatre côtes longitudinales plus ou moins développées aux limites des valves du pseudoexocarpe. Elles ne se rencontrent chez *Juglans* qu'occasionnellement (*J. Sieboldiana*) ;

3) Dans le péricarpe de *Juglans* se trouvent fréquemment de grandes lacunes réparties symétriquement qui ne se retrouvent chez les *Carya*, et moins importantes, que chez *C. aquatica* ;

4) Le fruit de tous les *Carya*, à l'exception de *C. olivaeformis* et de *Ramphocarya* (1), possède des cloisons secondaires. Leur absence chez *Juglans* n'est pas rare (ex. *J. cinerea*).

KIRCHHEIMER pense, en outre, que la présence ou l'absence de bourrelet sutural externe de la coque est sans valeur dans la distinction des genres : *Juglans cordiformis* et ses espèces affines possèdent un « péricarpe » sans bourrelets ; ils sont par contre nettement formés chez *Carya aquatica*.

MÄDLER (1939) considère comme caractéristique des *Carya* la présence de côtes longitudinales internes, d'un relief *accusé*, situées de part et d'autre du plan sutural, lacuneuses ou non. Chez *Juglans* les convexités correspondantes seraient atténuées. Nous désignons ces côtes par le terme de *côtes internes* ou *côtes suturales*.

Que vaut cette argumentation ? Nous devons reconnaître que la plupart des caractères invoqués n'ont qu'une valeur réduite et très relative.

La présence ou l'absence d'un exocarpe (brou) tétravalvaire peut évidemment servir à trancher de façon absolue l'attribution générique. Mais son emploi, limité aux cas où cet exocarpe est conservé, ce qui est fort rare, devient pratiquement d'importance secondaire. En liaison avec cette structure de l'exocarpe tétravalvaire, l'existence de quatre arêtes à la surface du « péricarpe » (coque), arêtes qui correspondent aux lignes de déhiscence de l'exocarpe, peut cependant emporter la conviction. Chez la plupart des *Carya* vivants, ces arêtes périphériques sont bien marquées et permettent une détermination immédiate. Chez plusieurs espèces cependant elles sont peu marquées, ou même tout à fait indiscernables. Sur des noix d'un même arbre elles peuvent être visibles ou non : c'est le cas de *Carya Poilanei*. Cette observation s'applique intégralement aux espèces fossiles. De plus la déhiscence peut se faire parfois suivant un nombre plus grand de lignes, cinq par exemple. Chez *Annamocarya* l'exocarpe se fend suivant cinq ou, le plus généralement, six lignes de déhiscence, et la marque sur le péricarpe

(1) *Annamocarya*.

Source : MNHN, Paris

en est assez floue. Quant au caractère fourni par le nombre de cloisons il ne peut être décisif. Des exceptions ont été citées précédemment et le cas de *Ramphocarya - Annamocarya* a été mis en avant par KIRCHHEIMER. On peut ajouter que chez *Carya Poilanei* le développement de la cloison secondaire, toujours assez réduit, prend parfois l'aspect d'une simple ébauche. Chez beaucoup de *Carya* fossiles il ne s'agit que d'une ébauche du type de celle trouvée chez *Annamocarya*. Pour ce qui est de l'aspect lisse ou rugueux de la coque les mêmes objections doivent être mises en avant : il y a souvent des cas litigieux. Le critère de MÄDLER relatif aux côtes internes ne rend guère service et ne peut faire sa preuve, lui non plus, dans tous les cas.

Restent les *lacunes* de la coque et des cloisons.

Depuis C. DE CANDOLLE c'est la clé de toutes les tentatives de discrimination.

KIRCHHEIMER considère les *Carya* comme non lacuneux à la seule exception de *C. aquatica*. L'importance de cette exception, qui s'étend aussi à des types fossiles, a semblé telle, à MÄDLER, qu'il a proposé d'ajouter aux deux sections connues du genre (*Eucarya* ; *Apocarya*), une troisième section (*Aquatica*), dans laquelle il range *C. globosa* (Ludw.) n. comb., *C. longicarpa* n. sp., *C. aquatica* Nutt. *fossilis* :

Sectio Aquatica Mädler : *surface de la noix ridée ou à aspérités accusées ; grandes lacunes dans la coque, près des sutures et dans les cloisons.*

Pour MÄDLER cette section est bien délimitée, et probablement la plus primitive dans le genre. Ses caractères propres indiquent une proche parenté avec *Juglans*. MÄDLER, en appelle aux conclusions phylogénétique de NAGEL (1914) qui voit dans *Carya* le genre le plus évolué des Juglandacées ; il considère que la morphologie des fossiles s'accorde bien avec cette vue. Notre *C. aquatica* actuel serait le dernier survivant des vieilles formes voisines de *Juglans* qui vivaient en Europe occidentale et centrale au cours du tertiaire, depuis l'Eocène jusqu'au Pliocène. D'après MÄDLER des espèces comme *Juglans corrugata* Ludw. (1861), *J. globosa* Ludw. doivent faire partie du groupe *Carya* sect. *Aquatica*.

Nous ne partageons pas, sur cette question, l'assurance de MÄDLER. Et pour cette raison que le critère dont il se sert, savoir l'existence ou l'absence de côtes internes lacuneuses, peut conduire à des déterminations erronées. Si *J. globosa* peut bien être un *Carya* il paraît tout à fait incertain qu'il en soit ainsi de *J. corrugata* que plusieurs auteurs, dont NAGEL, ont maintenu dans le genre *Juglans*.

Il est faux, d'autre part, de prétendre que les *Carya* soient essentiellement non-lacuneux. Nous avons vu (fig. 15-18) que dans la section *Apocarya* des espèces comme *C. aquatica*, *C. Palmeri*, *C. cordiformis*, *C. illinoensis* devaient être considérées comme lacuneuses.

La présence de lacunes dans la coque de nombreuses noix fossiles qui, d'autre part, ne s'éloignent pas sensiblement de nos *Carya* actuels est un fait frappant et pose un problème. Ce problème a marqué toutes

Source : MNHN, Paris

les recherches paléontologiques depuis plus d'un siècle et a déterminé des attitudes diverses de la part des savants.

Ce n'est seulement qu'à partir de HEER (*Flora tertiaria Helvetiae*) que l'habitude fut prise de rapporter les fossiles à des genres actuels. Auparavant on avait créé les dénominations *Juglandites, Juglandinium* pour désigner certains spécimens fossiles, et STERNBERG appelait *Juglandites* des échantillons appartenant incontestablement au groupe *Juglans-Carya*. C'était une attitude de prudence qui ne préjugeait pas de l'attribution plus précise qu'on serait amené à décider ultérieurement. Les auteurs postérieurs, ayant été plus hardis sans que les progrès morphologiques les y autorisassent, ont empiriquement procédé au baptême générique des espèces : d'où confusion synonymique inextricable ; attribution arbitraire d'espèces tantôt à *Juglans*, tantôt à *Carya*; création abusive de genres, tels que *Juglandicarya, Caryojuglans*, dont la dénomination indique assez l'état d'hésitation des auteurs. L'examen de toute cette littérature montre notamment que les espèces de la flore fossile du groupe *Juglans-Carya*, par certains de leurs caractères, divergeaient moins que les espèces actuelles ; que les genres étaient plus rapprochés de leur souche commune. Mais n'a t-on pas cédé chaque fois à la tentation de découvrir cette forme ancestrale, alors qu'elle n'était qu'une apparence ?

Cette démarche prématurée n'a pas été étrangère non plus aux botanistes étudiant la flore vivante, et l'on a vu KUANG citer *Ramphocarya* comme intermédiaire entre *Juglans* et *Carya*, CHEVALIER dire de la même plante, nommée par lui *Annamocarya*, qu'elle a « des caractères qui rappellent à la fois le fruit des *Carya* et des *Juglans* » et ajouter que ce serait un genre moins évolué qui « pourrait bien être leur ancêtre commun ». MERRILL (1948), SCHOPF (1948), HU (1951) vont plus loin encore dans ce sens. Bref chaque fois qu'une espèce quelque peu extraordinaire est trouvée l'on veut y voir l'insaisissable ancêtre. Mais ce ne sont là qu'emballements, et le trésor reste à découvrir.

Certes, et nous l'avons longuement montré précédemment, les caractères d'*Annamocarya* ne se retrouvent nulle part ailleurs dans les Juglandacées. Nous le tenons pour un genre primitif du phylum des *Carya* : sa structure nous éclaire considérablement sur ce qu'ont dû être les formes originelles. Nous avons, d'autre part, signalé l'existence au Tonkin d'une autre espèce, *Carya Poilanei*, qui nous apporte une base nouvelle de jugement quant à la définition du genre *Carya*. On observe en effet chez *Annamocarya* (accidentellement) et surtout chez *Carya Poilanei* des lacunes dans la coque. Dans la noix d'*Annamocarya* figurée par CHEVALIER (Pl. VII, B, 10, p. 498) de grandes lacunes apicales sont disposées dans chaque valve, de part et d'autre de la cloison primaire, dans le plan des sutures. La présence de lacunes devient un caractère constant à valeur taxonomique chez *Carya Poilanei* : elles sont au nombre de quatre (chacune des quatre côtes internes en renferme une) et confluent vers le sommet (fig. 21). Elles sont

Source : MNHN, Paris

visibles en section longitudinale vers le sommet de la coque, dans le plan de la cloison primaire. Par contre, elles ne se manifestent jamais en section longitudinale dans le plan des sutures. Les autres espèces asiatiques (*C. cathayensis, C. tonkinensis*) ne sont pas lacuneuses. Ainsi donc, des *Carya* actuellement vivants, *à coques épaisses et dures*, peuvent présenter dans celles-ci, et avec une constance absolue, ce caractère lacuneux de type *Juglans*, contre lequel C. DE CANDOLLE et tant de paléontologistes étaient venus buter. L'originalité des espèces fossiles s'en trouve bien diminuée et ne réside plus tant dans la nature même de ce caractère que dans son degré de développement. Il reste en effet que les lacunes des spécimens fossiles, souvent grandes, parfois géantes, n'ont plus leur égal dans les espèces vivantes. Depuis *Carya caryoides* (Kirchh.) jusqu'à *Carya Poilanei* nous avons à peu près tous les intermédiaires. Le caractère lacuneux ne peut plus être utilisé comme critère dans la séparation *Juglans-Carya*. Dans ces conditions nous ne pouvons que rejeter les vues des auteurs à cet égard, notamment celle de MÄDLER ; la section *Aquatica* ne peut être maintenue, car les faits qui la fondaient ne résistent pas à l'analyse. Quant au caractère primitif des lacunes rien ne permet de se prononcer dans un sens plutôt que dans un autre, avec quelque certitude. Il n'est pas déraisonnable de penser, cependant, avec MÄDLER, que l'évolution dans le groupe *Carya-Juglans* s'est faite dans le sens d'une réduction des lacunes.

Mais sur quoi, dès lors que les anciens critères s'évanouissent, pourra-t-on fermement s'appuyer pour tenter une attribution générique précise ? Sur deux caractères à la fois essentiels, constants et, pratiquement, faciles à observer qui tiennent à la vascularisation : l'un à la placentation, l'autre à la disposition des faisceaux carpellaires des sutures.

1) *La placentation :* Nous avons montré plus haut (Chap. III) qu'elle différait notablement chez les deux genres, et que l'on pouvait saisir une solution de continuité correspondant aux limites génériques entre les deux phylums. Or, cette structure, révélée par l'anatomie, se constate aisément à la loupe à main. *L'écartement placentaire*, comme nous allons le voir sur des cas précis, permet un diagnostic quasi-certain.

2) *Les faisceaux suturaux* : L'anatomie, là aussi, a montré que les faisceaux carpellaires dorsaux situés dans le plan sutural, étaient toujours extérieurs à la coque chez *Juglans*, toujours plus ou moins internes chez *Carya* et *Anamocarya*. Or, ces faisceaux, ou les marques qu'ils laissent sur la coque, s'observent aisément. Dans le phylum des *Carya*, avec une loupe de faible grossissement, on peut toujours suivre le trajet de ces faisceaux sur les bords suturaux, un peu *à l'intérieur*. Ils sont généralement zigzaguants, et nous pouvons conventionnellement désigner ce caractère sous le terme de *rainures* ou *traces suturales*. Ces traces suturales sont propres au phylum des *Carya*.

Source : MNHN, Paris

Ces deux critères ont été établis après étude des fruits de toutes les espèces vivantes et fossiles que nous avons pu examiner, et nous ne les avons jamais trouvés en défaut. Bien entendu on ne saurait prétendre sans absurdité qu'ils doivent seuls être utilisés. La détermination sera d'autant plus solide qu'on aura fait appel à un plus grand nombre de caractères.

Armé d'une nouvelle technique d'investigation morphologique nous allons maintenant passer à l'étude d'un certain nombre de spécimens fossiles. Chaque fois que nous l'avons pu nous avons observé sur nature, directement d'après les échantillons. Dans d'autres cas, il nous a été possible, d'après la seule littérature, d'émettre une opinion probable.

§ 2. — *Carya* et *Juglans* fossiles.

Nous allons d'abord étudier trois spécimens décrits par KIRCHHEIMER entre 1935 et 1951, et qui représentent trois espèces de *Carya*. Après quoi nous donnerons une série d'espèces de *Carya* et de *Juglans* (cet ordre adopté nous oblige à traiter de *Carya ventricosa* en deux endroits).

Carya caryoides (Kirchh.) J. F. Ler. (fig. 79).

= *Antweileria caryoides* Kirchh. (1951, p. 527-41).

Le genre *Antweileria* a été créé par KIRCHHEIMER pour désigner un spécimen découvert dans le gisement d'Antweiler, sur les pentes N de l'Eifel au sud d'Euskirchen (Westphalie).

Cette plante n'est connue que par une noix, réduite à la coque, provenant des couches profondes du Graben d'Antweiler. D'après MÜLLER (1949) ces couches pourraient être éocènes, mais KIRCHHEIMER pense avec d'autres auteurs qu'il s'agit vraisemblablement de l'Oligocène ancien. C'est avant tout l'extraordinaire développement des côtes internes et de leur lacune intérieure qui a amené KIRCHHEIMER à considérer cette plante comme un genre nouveau. Les loges y sont, de ce fait, réduites à l'extrême, et la graine ne devait avoir qu'un bien faible volume ; encore qu'il soit malaisé, du fait de la compression et de la réduction dues à la fossilisation, de s'en faire une idée absolument précise. Il est certain que cette noix n'a pas son égal dans le monde connu, actuel ou éteint. Ce qui est remarquable aussi chez ce fruit c'est l'importance et la forme du plexus vasculaire basal (1). La noix est divisée par la seule cloison primaire. Voici les caractères principaux de ce fruit :

— *Dimensions :* hauteur : 2,65 cm ; diamètre sutural : 1,4 cm ; diamètre septal : 1,9-2 cm ; épaisseur de la coque : 1,1 mm, de la cloison : 0,5 mm, des parois des côtes internes : 0,9 mm.

(1) « Seine Basis zeigt eine für die heutigen Vertreter dieser Gattungen ungewöhnliche Beschaffenheit », dit KIRCHHEIMER.

Source : MNHN, Paris

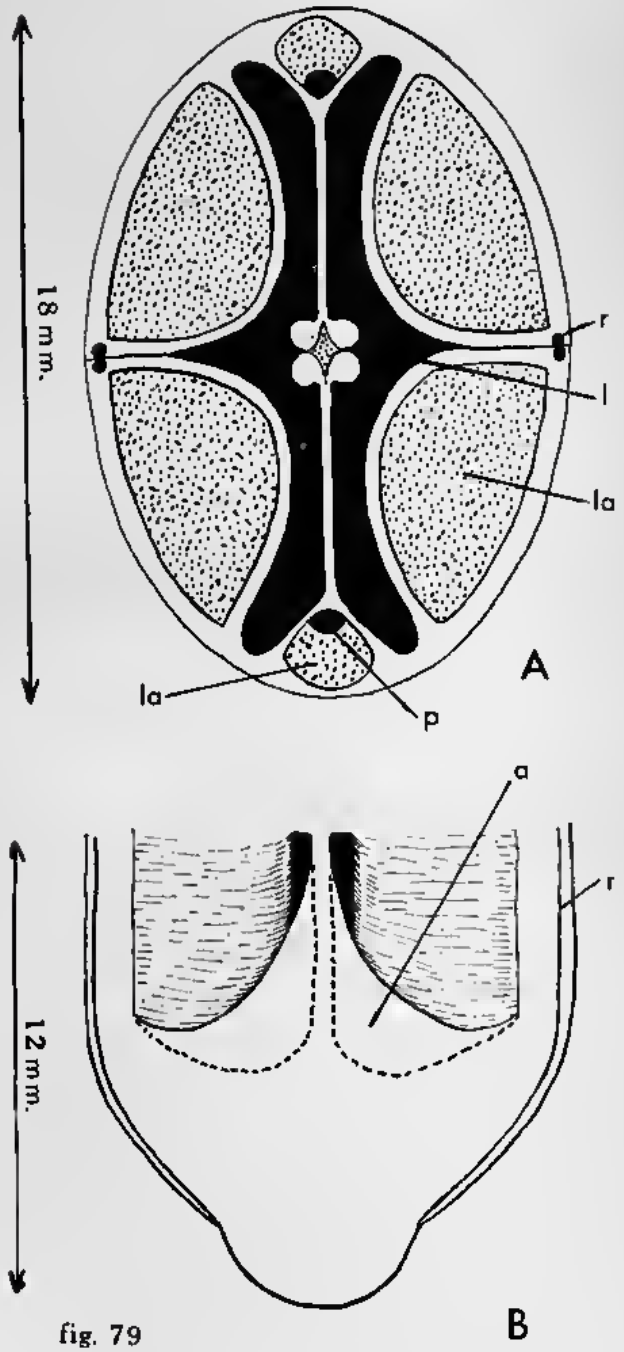


fig. 79

FIG. 79. — *Carya caryoides* (Kirchh.) J. F. Ler. d'après le spécimen type du genre *Antweileria* Kirchh. du Graben d'Antweiler (Oligocène de Rhénanie). A, section transversale un peu au-dessous de l'insertion ovulaire. B, vue suivant le plan de déhiscence. La cloison secondaire n'est représentée que par deux ailes (a) basales de la cloison primaire, indiquées par un tracé en pointillé. Remarquer le gigantisme des côtes internes et de chacune de leur lacune, et corrélativement la réduction des loges (l) ; les faisceaux suturaux et placentaires (en noir) sont typiquement du type *Carya*. (la, lacunes ; r, rainures suturales ou faisceaux suturaux ; p, faisceau placentaire).

Source : MNHN, Paris

— *Lacunes* : s'étendent, en section transversale, depuis les sutures jusqu'à la naissance de la cloison ou presque. Pour grandes qu'elles soient ici, les côtes internes, avec leur lacune, n'en sont pas moins un caractère du genre *Carya*. Elles ne sont qu'une exagération de celles, déjà si marquées, de *Carya ventricosa* (Sternberg), et se retrouvent chez beaucoup d'espèces tertiaires. *Carya Poilanei* les relie aux formes actuelles. Leur présence (quoiqu'elles y relèvent d'un tout autre type) dans le groupe *Aquatica* appuie aussi cette manière de voir.

Lacunes septales : elles sont distales et relativement importantes. Ne se rencontrent, parmi les espèces actuelles, que dans le groupe *Aquatica*. Mais sans être lacuneuses les espèces de la section *Eucarya* sont régies par un déterminisme morphogénétique essentiellement identique.

— *Plexus basal*, ou *hile* de la coque, se retrouve aussi chez les espèces vivantes et fossiles. Il atteint chez *Annamocarya* un développement exceptionnel. Vraiment rien, là, ne peut paraître étranger au genre *Carya*.

— *Cloison secondaire* : là encore la conception du genre suivant laquelle les *Carya* ont généralement une cloison secondaire s'est tout simplement un peu trop établie sans justification suffisante. On ne connaissait qu'une exception (*C. illinoensis*). Il y en a maintenant plusieurs. Il faut réviser notre jugement. Rien, à ce sujet, ne sépare les *Carya* des *Juglans*. Les ailes axiales de la cloison primaire, bien développées vers la base (fig. 79) forment d'ailleurs une ébauche de cloison secondaire.

— *Rainures suturales* : elles sont parfaitement visibles depuis la base jusqu'au sommet (fig. 79, B), pénétrant jusqu'à 0,25 cm de la périphérie.

— *Placentation* : nous avons pu localiser exactement la position des cordons placentaires (fig. 79). Ils sont septaux, et leur écartement de type *Carya*, c'est-à-dire considérable. La coque présente, dans le plan de la cloison primaire, deux lacunes plus ou moins triangulaires : les cordons placentaires montent dans la cloison tangentiellement à ces lacunes.

— *Coque* : sublisse à finement striée.

— *Tissu de remplissage* : les lacunes de la coque, dans le plan de la cloison, sont remplies d'un tissu parenchymateux qui se retrouve aussi quelque peu dans les lacunes des côtes internes. Cette même moelle occupe la partie axiale de la cloison. Au sommet, les lacunes se rejoignent, et n'en forment plus qu'une seule, remplie de moelle. Il faut aussi signaler que le tissu de la coque paraît stratifié : en effet un liséré noir sépare ce tissu en deux couches. C'est la couche intérieure qui constitue les parois des côtes internes. Pour nous il n'y a aucun doute possible quant à l'attribution générique de cette plante

Source : MNHN, Paris

qui offre tous les caractères typiques des *Carya*. Il faut insister cependant sur le caractère tout à fait extraordinaire, par la dimension, des côtes internes lacuneuses.

Carya ventricosa (Sternberg), (fig. 80).

= *Juglans ventricosa* Brongn.

Le specimen étudié provient du même gisement d'Antweiler que la précédente espèce. Il se compose de deux fruits sans brou, et a été décrit par KIRCHHEIMER (1951) sous le nom de *Juglans ventricosa* (Sternberg) Brongniart. Voilà donc un *Carya*, que nous considérons comme typique, classé une fois de plus dans les *Juglans*. Il n'est pas d'espéce qui ait été autant que celle-la ballotée d'un genre á l'autre depuis plus d'un siècle. Elle est, d'autre part, trés proche du *Juglandites costatus* Sternberg (1938), à supposer même qu'elle en diffère. Et les mêmes hésitations s'étant manifestées devant cette dernière, on voit ce qu'il a pu résulter de confusion tout au long d'une littérature paléontologique abondante, compte tenu de l'importante variabilité morphologique des espéces. Récemment (1939) MÄDLER en a longuement traité, et a tranché le probléme en faveur de *Juglans*. Pour cet auteur, par exemple, *Juglans ventricosa* Ludw. (1860) se rapporte à *Juglans costata* (Sternberg) Unger, quoiqu'il s'agisse, selon nous, d'un incontestable *Carya*. Quant á distinguer entre *Carya ventricosa* et *Carya costata*, ce n'est pas ici notre propos, et il faudrait pour cela voir les échantillons-types. En ce qui concerne *Carya ventricosa* nous avons rappelé précédemment la position de C. DE CANDOLLE et les raisons qu'il donnait pour en faire un *Juglans*.

— *Dimensions :* hauteur : 2,7 cm ; diamètre sutural : 2,1 cm ; diamètre septal : 2,5 cm ; épaisseur de la coque : 1,5-2 mm ; de la cloison : 0,961 mm ; des parois des côtes internes : 1 mm.

— *Lacunes :* grandes, contiguës aux sutures, mais ne s'étendant pas jusqu'á la naissance de la cloison comme chez *C. caryoides*, les côtes étant en effet moins profondes et moins larges que chez cette dernière. Loges corrélativement moins réduites. Lacunes septales distales, importantes.

— *Coque* sublisse, avec une pointe apicale. Arêtes indiscernables. Quelques fragments de brou ont été préservés.

— *Plexus basal :* moins apparent, mais encore fort net.

— *Cloison secondaire :* absente ; mais nettement ébauchée depuis le sommet jusqu'à la base par les ailes axiales de la cloison primaire.

— *Rainures suturales :* présentes.

— *Placentation :* deux cordons placentaires traversent longitudinalement la cloison primaire, tangentiellement aux lacunes septales distales.

— *Tissu de remplissage :* comme chez *C. caryoides*.

Source : MNHN, Paris

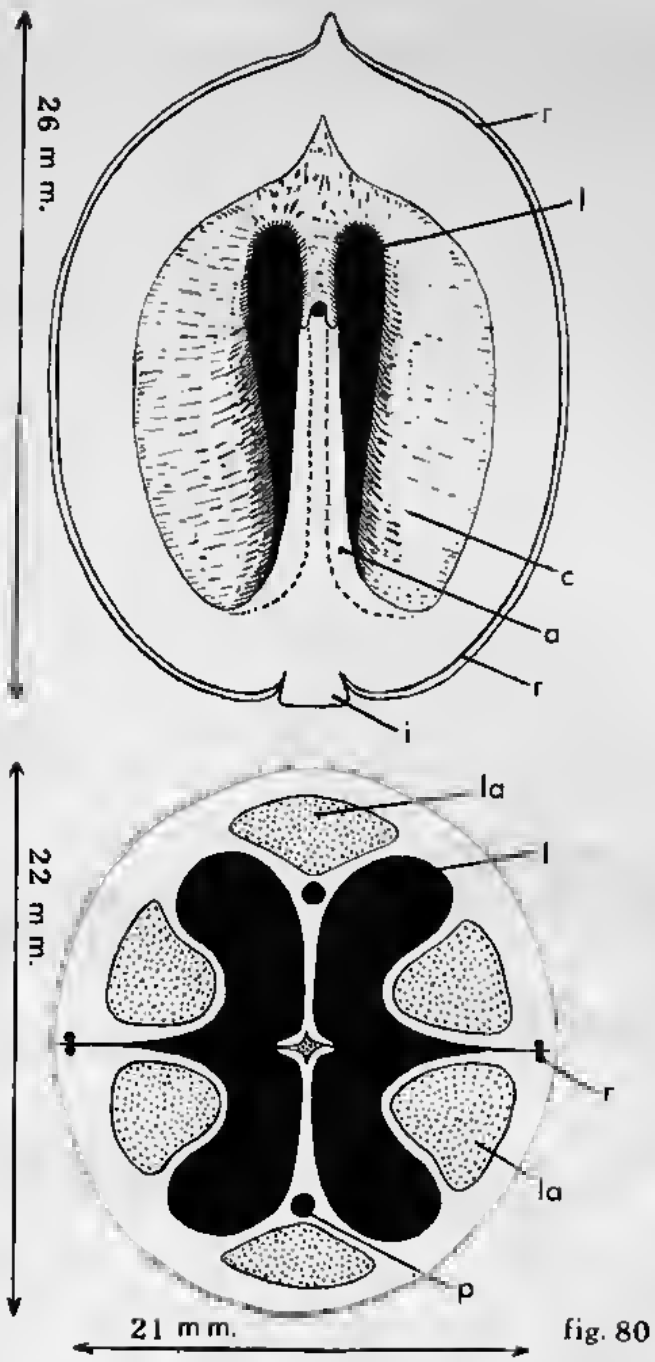


Fig. 80. — *Carya ventricosa* (Sternberg) [= *Juglans ventricosa* (Sternberg) Brongn.], d'après un spécimen du Graben d'Antweiler (Oligocène de Rhénanie). En haut, demi-coque vue suivant le plan de déhiscence. Les rainures suturales (r) ont été figurées par deux traits submarginaux qui montent de la base jusqu'au sommet. Les loges, en noir, s'étendent en réalité jusqu'à la cloison, indiquées en tirets, derrière les ailes axiales (a) en blanc, de cette dernière. Noter que la cloison secondaire, pratiquement inexistante, n'est représentée que par ces ailes axiales et leur évasement basal vers les sutures de la paroi. Le plexus d'insertion (i) est considérable. En bas, section transversale un peu au-dessous de l'insertion ovulaire : loges en noir (l), lacunes en pointillé (la), coque et cloison en blanc. Toutes les caractéristiques internes du type *Carya* sont réunies (p, faisceau placentaire ; c, côte interne).

Source : MNHN, Paris

— *Tégument* : l'intérieur de la coque est tapissé d'un tégument bien conservé, lisse et parcouru de grosses nervures. Ce tégument plaqué contre la coque évoque celui d'*Annamocarya* dont il a été question précédemment.

Carya quadrangula (Kirchh.) J. F. Ler. (fig. 81).

= *Caryojuglans quadrangula* Kirchh. gen. *Caryojuglans* Kirchh.

C'est en 1935 que KIRCHHEIMER a fait connaitre un genre d'après un matériel provenant des lignites paléogènes de Borna et de Meuselwitz (Thuringe-Saxe). D'après KIRCHHEIMER ces fossiles présenteraient des caractères intermédiaires entre ceux de *Juglans* et ceux de *Carya* sans qu'il soit possible d'opter pour l'un ou pour l'autre. Pour MÄDLER (1939) la plante en cause s'identifie à *Juglans*. Et cet auteur rappelle que, dans son travail de 1938, KIRCHHEIMER, à la suite d'autres études sur de nouveaux specimens, apporte des modifications fondamentales à sa première diagnose. Le brou ne serait pas tétravalvaire. Les arêtes externes ne sont pas toujours très nettes. Les côtes internes lacuneuses sont en dôme arrondi à l'intérieur et ne font pas de saillie aiguë. Le dessin schématique, reprodnit par KIRCHHEIMER en 1951 (über *Antweileria* und...), met en évidence ce dernier caractère. MÄDLER y voit peu de différence avec son *Juglans costata* (Sternberg), et assure donc que c'est un *Juglans*.

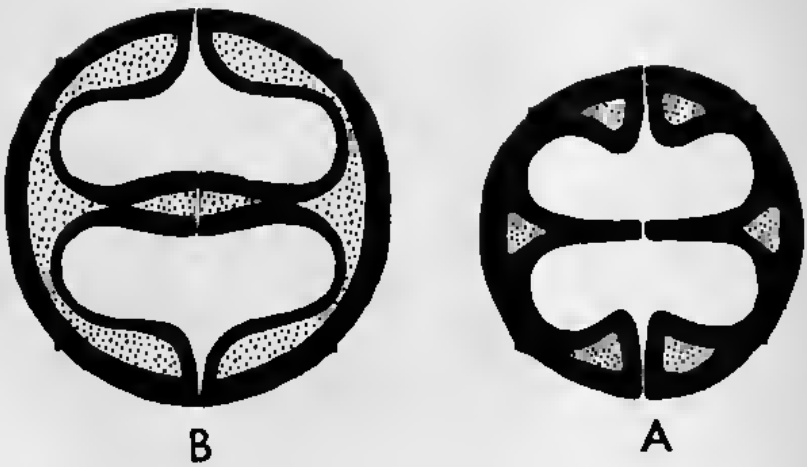


fig. 81

FIG. 81. — *Carya quadrangula* (Kirchh.) J. F. Ler. (= *Caryojuglans quadrangula* Kirchh.). A, d'après KIRCHHEIMER, 1935 ; B, *idem*, 1938. On voit que d'importants changements ont été apportés dans le second dessin par rapport au premier ; notamment des communications ont été établies entre les lacunes septales distales et les lacunes des côtes internes, celles-ci étant, d'autre part, simplement bombées, non abruptes comme précédemment. Un tel schéma s'écarte à peine du type *Juglans* dans la conception de MÄDLER.

Source : MNHN, Paris

Là encore les faits semblent patents, et les critères de MÄDLER une fois de plus en défaut. Nous n'avons pas vu le matériel type, mais les dessins, et surtout les photos de KIRCHHEIMER (1935, pl. XII, fig. 36 a-h) représentent un *Carya* très voisin du *Carya ventricosa* (Sternb.) décrit précédemment. Nous avons vu que généralement l'existence de rainures suturales et de cordons placentaires à grand écartement nous a permis d'identifier des *Carya* sans cloison secondaire ; sans arête externe et avec côtes internes lacuneuses. Nous pouvons maintenant, presque á coup sûr, nous prononcer sur des types de mêmes structure et aspect sans faire appel à la vascularisation. En conséquence cette plante devra s'appeler *Carya quadrangula* (Kirchh.) n. comb. à moins qu'elle n'appartienne tout simplement á *C. ventricosa* ou *C. costata*. Ce qui paraît quelque peu original chez l'espèce en cause c'est l'épaisseur considérable des parois de la coque : 0,4-0,8 cm, et nettement formée de deux couches.

Carya ventricosa (Sternberg).

1. *Juglandites ventricosus* Sternberg n° 22.227, Miocène (Braunkohle) Salzhausen (Wéteravie) Musée Géologique de Lausanne.

Coques d'environ 2 cm de long, 1,4 cm de large dans le plan sutural, 1,7 cm de large dans le plan de la cloison. 4 specimens ont sensiblement ces dimensions. Une cinquième pièce est nettement plus grande : 2,5 cm de long, 2 et 2,2 cm de large (il n'est pas sûr que cette dernière soit une Juglandacée : pour s'en assurer il faudrait pouvoir en faire des coupes). Dans un specimen représenté par une demi-coque, des restes de tégument plaqués contre les parois internes de la coque montrent, en clair sur fond noir, une partie du réseau vasculaire tégumentaire. Ce caractére permet de penser que les fruits en question devaient avoir atteint leur taille adulte.

Rainures suturales et *cordons placentaires* bien visibles. Lacunes occupées par du tissu de remplissage. Plexus basal bien caractérisé. Coque sublisse, striée longitudinalement. Cloison secondaire absente, représentée seulement par une aile réduite de la cloison primaire.

2. *Fruit fossile d'âge et de lieu indéterminés* (Collection E. Boureau) (fig. 82).

Longueur : 2,3 cm ; largeur 1,8 sur 1,7 cm (demi-coque).

Mêmes caractéristiques que précédemment.

3. *Fruits fossiles d'âge et de lieu indéterminés* (*Juglans*. 2 coques, 3 demi-coques et 1 cloison : Collection paléontologique du Muséum d'Histoire Naturelle de Genéve, sans n°).

Longueur 1,7 - 2,2 cm ; largeur 1,2 - 1,6 sur 1,7 - 2 cm.

Mêmes caractéristiques que précédemment. L'intérieur des noix, tapissé par des restes de tégument, semble indiquer qu'il s'agit de fruits ayant atteint leur taille adulte.

Source : MNHN, Paris

4. *Carya ventricosa* (Br.) Ung. Salzhausen (Miocène) (un échantillon de lignite avec noix en place ; collection paléontologique du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, n° 886).

Mêmes caractéristiques que précédemment. Dimensions sensiblement identiques. Cet échantillon a l'avantage de montrer les fossiles inclus dans leur gangue de lignite.

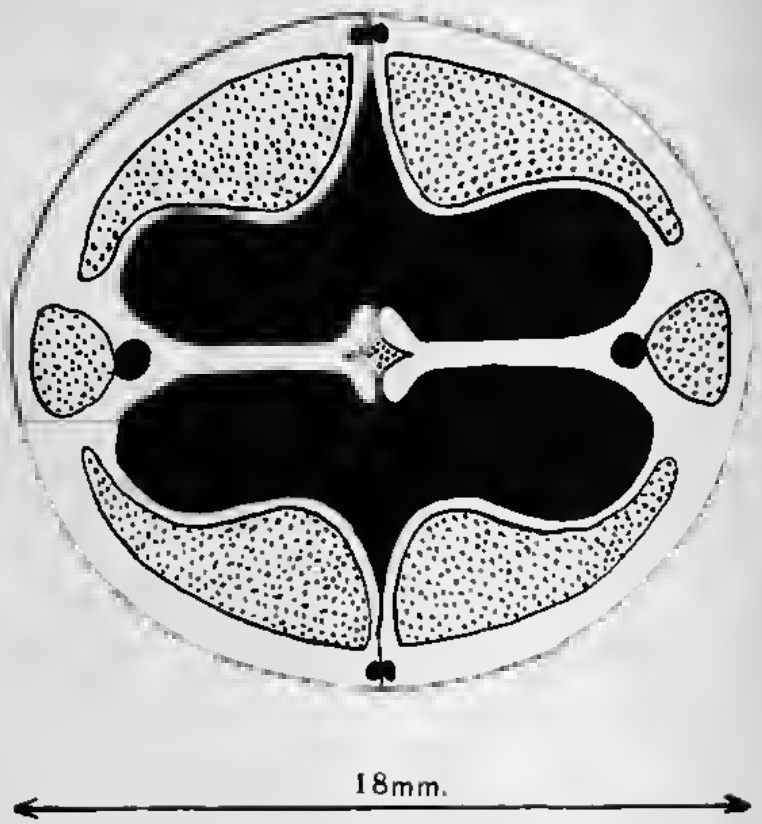


fig. 82

FIG. 82. — *Carya ventricosa* (Sternbg) : d'âge et de lieu indéterminés. Schéma de la coque en section transversale. Les loges ont été figurées en noir, les lacunes en pointillé, la coque et les cloisons en blanc. Remarquer la disposition du type *Carya* des cordons placentaires et des faisceaux suturaux. Toutes les lacunes, plus ou moins remplies de parenchyme, communiquent entre elles dans la partie apicale de la coque (collection E. BOUREAU).

5. *Juglans ventricosa* Bgt. Miocène, Salzhausen, Wetterau. Coques lisses quoique finement striées. Surface d'adhérence suturale de 3-4 mm, plexus basal très distinct. Longueur 3,3 cm ; larg. 2 × 2,5 cm (Univ. Strasbourg).

Source : MNHN, Paris

6. *Juglans laevigata* Bgt. Miocène, Salzhausen, Hessen. Une dizaine de coques absolument identiques à *Juglandites ventricosus* Sternb. n° 22.227. Surface d'adhérence suturale de ± 1 mm. Longueur 1,7 - 2,2 cm. Coques très fines.

Carya lacrymabunda (Koenig) J. F. Ler.

= *Lampetia lacrymabunda* Koenig.
= *Phaëtusa lacrymabunda* Koenig.
= *Juglans Schweiggeri* (Göppert et Berendt) Kirchheimer (1937).
= *Juglans lacrymabunda* (Koenig) Kirchheimer (1951).

La forme ici en cause provient des terres bleues du Samland en Prusse orientale. KIRCHHEIMER en a fait un *Juglans*, et il considère avec raison qu'elle se rapproche beaucoup de son *Antweilleria*. Son apex est longuement effilé, son plexus basal bien prononcé et proéminent, verruqueux. La coque sublisse a environ 0,2 cm d'épaisseur. Les côtes internes ne sont que des bombements atténués, percés chacun d'une lacune, qui s'étendent quelque peu vers la cloison, sans que toutefois les lacunes communiquent entre elles. Ces lacunes restent nettement plus étroites que celles de *Carya caryoides* (*Antweilleria*).

⁂

Parmi les espèces tertiaires ne pouvant donner lieu à controverses quant à leur attribution au genre *Carya* nous citerons notamment celles qui ont été mises à jour au cours de l'exploitation des carrières à argile et à lignite du Japon, et dont l'âge remonte au Pliocène inférieur. Ces espèces japonaises ont été décrites par MIKI (1941) et appartiennent aux fameux gisements à *Pinus trifolia* Miki et *Metasequoia* Miki. Ce sont :

Carya nanacarpa Miki.

Coques de 14 mm de long sur 14 - 15 mm de large ; parois épaisses de 1,5 mm ; angles peu marqués, distincts seulement vers le haut.
Cette espèce diffère surtout des deux suivantes par sa petite taille.

Carya cathayensis Sarg. *fossilis* Miki.

Coques ellipsoïdales de 15 - 20 mm de long sur 15 mm de large ; parois d'environ 1,5 - 2 mm d'épaisseur ; restes stigmatiques bien conservés.

Carya ovatocarpa Miki.

Coques ovales de 20 sur 20 mm ; parois d'environ 3 mm d'épaisseur ; obscurément tétrangulaires vers le haut ; restes stigmatiques conservés, formant un apex aigu. Diffère des précédentes surtout par sa forme plus large à la base.

Source : MNHN, Paris

Nous ajouterons à ces formes qui ne semblent pas offrir de différenees essentielles par rapport aux espéces asiatiques actuelles, une espèce du pliocéne d'Europe, et une autre du Miocéne du Nevada :

Carya angulata Cl. et E. M. Reid.

Décrite en 1915, d'après des restes trouvés dans un gisement pliocène allemand du Rhin inférieur, cette espèce a été redécouverte par MÄDLER (1939) dans des dépôts également pliocénes de la vallée du Main inférieur, puis á nouveau réétudiée par KIRCHHEIMER (1949), d'aprés un spécimen de Soufflenheim en Alsaee. C'est un authentique *Carya*, reconnu et signalé comme tel, en 1932, par le forestier français HICKEL ; lequel fit connaître à l'époque la flore pliocène de Soufflenheim où se trouvait aussi un *Juglans*, différent de notre *J. regia*. HICKEL donnait les dimensions, 15 sur 27 mm ; figurait le fruit, mais ne le rapportait pas à l'espèce décrite par les REID auparavant.

KIRCHHEIMER déerit une noix qui a 21 mm de haut sur 17,5 mm de large dans le plan dc déhiscence, 14 mm de large dans le plan perpendiculaire au précédent. Elle présente une cloison secondaire bien développée, mais pas de lacunes.

KIRCHHEIMER remarque ici la présence, probablement signalée d'abord par les REID qui semblent retenir ce caractére chaque fois qu'il existe, d'un canalicule montant de la base au sommet sur les surfaces de débiscence des valves, notre « rainure suturale ». Il n'en entrevoit pas la valeur taxonomique, et, de ce fait, le négligera dans ses reeherehes ultérieures.

Carya nevadensis (Berry) J. F. Ler.
= *Juglans nevadensis* Berry (1928) (Miocène du Nevada).

BERRY fonde sa détermination sur la forme des cotylédons ; lesquels présenteraient des différences peu marquées, mais parfaitement définies suivant que l'on s'adresse á *Juglans* ou à *Carya*. C'est par ce moyen qu'il a identifié (1926) son *Juglans siouxensis* (Barbour) de l'oligoeène du Nebraska. Cette méthode nous semble fort incertaine. Ce dernier *Juglans* avait été nommé par BARBOUR (1898) *Archihicoria*, et cet auteur le considérait comme affine du genre *Hicoria* (= *Carya*). Nous ne pensons pas, quant à nous, que l'on puisse opter pour un genre plutôt que pour un autre d'après le matériel connu de cette Juglandacée. La graine renseigne seulement sur la forme interne de la coque, laquelle possédait une cloison secondaire de quelque importance. Il pourrait cependant s'agir d'un *Juglans*.

Pour ce qui est de *Carya nevadensis* nous sommes renseigné à la fois par le texte et par la figure : c'est une coque lisse, arrondie au

Source : MNHN, Paris

sommet comme beaucoup de *Carya*, lacuneuse. BERRY ne parle pas de ce caractère pourtant si net dans son dessin (1).

Coque lisse de 17 mm de long, avec diamètres de 18 mm et 20 mm ; parois de 2 mm d'épaisseur ; bile remarquable à la base (encore un caractère de *Carya*).

Le Dr KNOWLTON avait écrit de ce fossile qu'il était probablement un *Carya*.

⁂

Il nous faut maintenant faire une place à quelques specimens fossiles de *Juglans*. L'étude qui suit a été faite, d'une part, d'après les collections qu'il nous a été donné d'examiner et, d'autre part, d'après certaines publications. Il ne s'agit bien entendu que de quelques types structuraux, non d'un inventaire systématique.

Juglans tephrodes Ung.

— Pliocène, Haguenau, à 25 m de profondeur. Très belle coque intégralement conservée, avec 8 côtes distinctes, dont 2 suturales. Longueur 5,6 cm ; largeur ± 3 cm. (Univ. Strasbourg).

— Pliocène lacustre, San Giovanni, val d'Arno. Très beaux exemplaires avec 8 côtes, simples ou bifurquées, ou 9-10 côtes, ou davantage et indistinctes. Pas de cloison secondaire. Les lacunes communiquent seulement au sommet.

Long. 4 - 5 - 6 cm ; larg. 3 - 4 cm (Coll. Cours, Strasbourg).

— Pliocène, lignite de Leffe pr. Gaudino, Bergamasco (Italie).

Long. 4,5 - 5 cm ; larg. 2 - 3 cm (Mus. géol. Lausanne, 22.226).

Juglans cinerea L. *fossilis* Bronn.

— Flore pliocène de la vallée du Rhône, Depape (1920) même espèce que la précédente (spécimen en fruits).

Juglans nux-taurinensis Brong.

— Pliocène, val d'Arno, Toscane ; moulage d'empreintes d'amandes (coll. Gaudin, 8310).

Long. 3,2 cm ; larg. 2 - 3,5 cm.

— Pliocène du Piémont, La Morra au S-W d'Alba sur le Tanaro (Mus. Genève, coll. DE LUC).

Juglans gaudini O. Heer.

Dans la collection dont nous avons pu disposer, venant de Lausanne, il y avait deux spécimens. L'un d'entre eux (original Heer 7499)

(1) La demi-coque représentée semble ouverte suivant un plan perpendiculaire à celui des sutures. Au sommet en effet la dépression de la coque peut indiquer la suture. Les lacunes se prolongeraient ainsi dans des côtes internes de part et d'autre des sutures.

Source : MNHN, Paris

ne ressemble que de très loin à une graine de Juglandacée, l'autre, par contre, ne permet guère de doute : c'est probablement une graine de *Juglans* (7540). Le premier, étudié par HERR (Pl. CXXX, fig. 1 et 2) provient de l'Aquitanien de Lausanne (tunnel). Le second de l'Aquitanien de Lausanne (Montmeillan) appartient à la collection Lugeon (1885). La forme de l'amande montre que le fruit ne devait pas avoir de cloison secondaire (pas d'échancrure dans le plan sutural). Les dimensions dans les trois plans oscillent autour de 1,6 cm ; celles de *J. Gaudini* de Heer sont de 3 × 2,2 × 1,6 cm.

On connaît aussi des *Juglans* fossiles indiscutables en Amérique. On peut assurer, d'après les descriptions, que les trois espèces ci-dessous rapportées sont d'authentiques *Juglans*.

Juglans Linki Brown.

Les noix proviennent de la formation de Punta Gorda, dans le N-W de l'Equateur, et datent du Miocène supérieur ou du début du Pliocène. Les photos très saisissantes montrent qu'il s'agit bien du genre *Juglans*. D'après BROWN qui les a décrites (1946), elles ressembleraient d'assez près à *J. honorei*, espèce actuelle vivant en Equateur, mais l'apex en est plus aigu, les parois plus épaisses. D'après BROWN, les premières noix fossiles, reconnues avec certitude comme fruits de Noyers, sont encore non décrites et appartiennent au Paléocène du Montana, du Wyoming et du Colorado. BROWN conclut que la présence de structures reconnaissables de Noyer dès le Paléocène indique une évolution du genre *Juglans* pendant le Crétacé.

Juglans rupestris Engelmann *pleistocenica* Berry.

Juglans indiscutable décrit par BERRY en 1929 d'après une noix provenant d'un gisement pléistocène de l'Oklahoma. Il se peut, pense BERRY, qu'il ne s'agisse que d'une variété encore vivante.

Juglans calvertiana Berry.

Juglans indiscutable provenant des dépôts du Miocène moyen et décrit en 1934.

Le cas de Juglans chassagnei :

P. MARTY a décrit en 1929, dans sa florule stampienne de Ravel et de Lezoux (Auvergne), un *Juglans chassagnei* représenté par trois coques, contenant chacune sa graine, et conservées en assez bon état dans des arkoses sableuses. L'une des noix est ouverte « selon le plan de jonction des deux cotylédons » ? « Une autre l'est selon le plan de la carène dorsale, lequel second plan est, par suite, orthogonal au premier. D'où découle cette conséquence, écrit MARTY, que la noix du fossile de Ravel devrait avoir une déhiscence quadripartite et que les sillons dorsaux avaient encore, chez elle, un rôle fonctionnel, alors

Source : MNHN, Paris

que ces mêmes sillons ne représentent plus, chez *J. siebaldii* que des organes témoins ». Et il ajoute : « Si, comme il semble, elle a réellement existé, cette déhiscence quadripartite rapprocherait les fruits fossiles de Lezoux, quoiqu'appartenant à un noyer véritable, de ceux des pacaniers ».

Si intéressantes qu'elles puissent être, les observations de MARTY ainsi présentées n'ont guère de valeur scientifique. Le plan de jonction des deux cotylédons n'est-il pas celui de la carène dorsale ? De plus la coque des pacaniers comme celle des noyers du genre *Juglans* n'est-elle pas à déhiscence bipartite ? Si les coques décrites par MARTY sont quadrivalvaires on peut penser qu'il s'agit de fruits à quatre carpelles. KIRCHHEIMER (loc. cit., 1938) a décrit un *Carya quadrangula* (*Carya-juglans*) tricarpellé et il a rappelé que plusieurs auteurs déjà avaient observé le cas : KRONFELD (1888) chez *Juglans regia* (coque à trois lignes de déhiscence et trois cotylédons) ; CRONBACH (1935) a signalé une noix tétracarpellée (*Juglans regia quadrivalvis*), etc... MANNING (1941) évoque aussi les fruits anormaux à 3 ou 4 carpelles. Nous avons pour notre part observé un certain nombre de noix (coques) quadrivalvaires parmi les fruits exposés chez les marchands de primeurs. Il en existe un dans les collections carpologiques du Muséum (fig. 22). Mieux, sur la quinzaine de fruits d'*Annamocarya* conservés au Muséum, l'un est à 3 valves. Il s'agit donc là d'un caractère qui pouvait être dans les périodes passées, comme aujourd'hui, purement accidentel.

La questian des Juglandicarya Reid et Chandler.

La flore éocène du Bassin de Londres a livré de nombreux fruits et graines dont quelques-uns ont été déterminés par REID et CHANDLER (1933) comme Juglandacées. On sait que ce magnifique gisement, connu et étudié depuis le début du XVIII[e] siècle, a révélé l'existence d'une flore tropicale à affinités indo-malaises indiscutables. Il était évidemment d'un intérêt spécial pour nous de revoir la question des Juglandacées de cette flore éocène.

Dans leur gros ouvrage « The London Clay Flora », REID et CHANDLER consacrent un chapitre de grande valeur à la famille qui nous intéresse. D'une part, ils découvrent l'identité des fossiles décrits par BOWERBANK (1840) sous le nom de *Petraphiloides Richardsanii* ; d'autre part, ils créent le genre *Juglandicarya* d'après quelques spécimens de noix. Nous avons pu examiner certains des spécimens étudiés par REID et CHANDLER et nous exposons ci-dessous les résultats de nos observations. C'est un matériel entièrement pyritisé et se présentant sous forme de petits galets considérablement usés par les conditions du milieu, longuement roulés dans les eaux ; les caractères en sont souvent oblitérés.

Source : MNHN, Paris

Selon nous, il ne semble pas s'agir d'un genre nouveau, mais de *Carya* à petits fruits. Ce n'est là d'ailleurs qu'une opinion sur la valeur de laquelle des réserves doivent être faites. D'autant que nous n'avons eu entre les mains que du mauvais matériel et aucun des types.

Carya Lubbocki (Reid et Chandler) J. F. Ler. = *Juglandicarya Lubbocki* Reid et Chandler (1933).

Reid et Chandler observent que l'endocarpe (la coque) est lisse, globulaire, déhiscent en 2 valves égales ; les parois en sont épaisses, sans lacunes ; la graine est profondément 4-lobée dans sa partie inférieure, à contours lisses. Long. env. 8 mm, larg. 8,5 mm.

En outre, Reid et Chandler signalent qu'un cordon de fibres court le long des bords de la suture (*a strand of fibres runs along the margins of the suture*). De même, un axe fibreux court dans les cloisons de la base de l'endocarpe au placenta. Pour R. et C. ces échantillons présentent des caractères de *Juglans* dans la forme de la loge et de la graine, mais il y aurait trois autres caractères qui empêcheraient une assimilation pure et simple : la forme lisse de la coque, l'absence de lacunes bien marquées dans les parois, la petite taille des exemplaires (1/3 à 1/4 de la taille d'une quelconque espèce vivante). Le deuxième caractère semble décisif aux auteurs en cause. Ils voient, d'autre part, plusieurs traits qui s'opposent à l'identification aux *Carya* : forme des lobes de la graine, taille de l'endocarpe.

On voit que R. et C. se confinent à l'utilisation des critères classiques. Nous sommes frappé, quant à nous, par les caractères suivants : la coque est lisse. Des traces suturales, selon toute probabilité, y sont visibles : les auteurs notent une trace de fibres le long des bords de la suture, et il semble bien que ce sont elles qu'on voit sur la photo de l'holotype (v. 22 118, fig. 1). D'après cette même figure, la noix, qui a été fracturée de telle façon qu'un morceau superficiel seulement a été enlevé, conserve la partie interne de son endocarpe, lequel indique la forme précise de la graine. Or, un certain espace sépare cette partie interne de la partie externe : cet espace tient lieu de lacunes. La graine de cette espèce, étudiée par nous d'après nature, peut être celle d'un *Carya* ; mais elle est minuscule.

Carya cantia (Reid et Chandler) J. F. Ler. = *Juglandicarya cantia* Reid et Chandler (1933).

D'après R. et C., endocarpe globulaire, *lisse* ; parois épaisses sans lacunes ; graine simple dans le haut, bilobée dans le bas, chaque lobe étant légèrement émarginé à la base. Diamètre de l'endocarpe : 12 mm. Les caractères sont sensiblement les mêmes que précédemment, mais la taille est moins petite. Ces figures semblent représenter un *Carya*.

Carya depressa (Reid et Chandler) J. F. Ler. = *Juglandicarya depressa* Reid et Chandler (1933) = *Musa eocenica* Ettingshausen ? 1879, p. 393 (d'après R. et C.).

Il s'agit là d'un fruit fort différent apparemment des fruits de *Carya* et aussi des fruits précédents. Ce n'est donc que sous toutes

Source : MNHN, Paris

réserves que nous considérons les spécimens en question comme des *Carya*. Une des photos de R. et C. (fig. 12, R. et C.) montre qu'il existe à la base de la coque une plaque quadrangulaire qui pourrait bien être le plexus vasculaire typique du genre. Il a la forme et l'orientation de celui des *Carya*.

Quant à la quatrième espèce de R. et C., *Juglandicarya crassa* (Bowerbank), dont le type a disparu, et qui est connu seulement par un dessin et une description, nous n'en ferons pas état ici.

D'autre part, nous savons (Edwards, *in litt.* 1951) qu'un nouveau travail de Miss Chandler sur la flore éocène du Bassin de Londres est à l'impression, et qu'il fera connaître de nouvelles espèces de *Juglandicarya*.

Rapports entre Annamocarya, Caryojuglans et Juglandicarya — Les botanistes qui sont hantés par l'espoir de découvrir des végétaux ancestraux prennent souvent leurs désirs pour la réalité : témoins les notes de Merrill (1948), Schopf (1948), Hu (1952). Les deux premiers auteurs proposent d'identifier *Ramphocarya* (notre *Annamocarya*) et *Caryojuglans* (Kirchheimer a justement rejeté cette assimilation). En 1952 Hsen-Hsu Hu dans un article intitulé : *Sur une espèce vivante de Juglandicarya trouvée dans le Sud du Yunnan* propose une assimilation du même ordre entre *Ramphocarya* et *Juglandicarya*. En fait il n'y a entre ces plantes que des rapports bien faibles. Il est cependant intéressant de retenir, de l'article de Hu, que l'accent est mis sur les traits de type *Carya* des *Juglandicarya*. L'assimilation de Hu revient, de notre point de vue, à classer les *Juglandicarya* dans le phylum des *Carya*. Hu rappelle d'autre part que la flore éocène du Bassin de Londres était celle d'une « rain forest » tropicale étroitement apparentée, en composition floristique, avec la flore indo-malaise actuelle. En ce qui concerne *Ramphocarya* notons que Hu insiste sur les caractères variables des fruits et des fleurs, même sur le même arbre : 5 - 6 - 10 - 15 étamines, brou 4-6 valvaires ; noix pyriformes ou subarrondies, certaines avec un très long et très fin bec pouvant avoir jusqu'à 2,5 cm, d'autres avec un bec court, très large à sa base, taille de la noix variable : 4 à 6 cm en longueur, 2,7 - 6 cm en largeur. En général deux types de fruits peuvent être reconnus : un pyriforme et latéralement comprimé, avec une cicatrice basale linéaire resserrée aux deux extrémités ; l'autre arrondi et non latéralement comprimé, avec une cicatrice basale large, ovale, non resserrée. Certains fruits sont à trois carpelles. Cette variabilité dans les fleurs et dans les fruits — qui, pour nous, indique une moindre spécialisation — suggère à Hu une origine hybride : *Juglandicarya* pourrait être un hybride intergénérique entre *Juglans* et *Carya*. Le caractère si original de la placentation chez *Annamocarya* impose de rejeter catégoriquement cette hypothèse de l'origine hybride, comme celle de l'assimilation entre *Annamocarya* et *Juglandicarya* (1).

(1) R. A. Scott (1953) s'est prononcé aussi contre cette assimilation.

Source : MNHN, Paris

2. — *LE GENRE PETROPHILOIDES BOWERBANK*
(cf. chap. III, *Platycarya*, p. 137).

Conclusions.

Sous l'angle dc nos préoccupations particulières dans cet ouvrage ce chapitre ne nous apporte pas d'élèments positifs essentiels. L'entreprise ne s'en imposait pas moins. Elle a montré que les documents fossiles, si intéressants soient-ils, se révélaient inférieurs aux informations fournies par la morphologie comparée des plantes actuelles. Il est cependant notahle : 1) qu'un caractère comme celui du *gigantisme des lacunes dans le genre Carya* (1) ait pu être mis en évidence par cette étude paléontologique ; 2) que la constance, depuis le début du tertiaire, de caractères tels que ceux de la placentation et de la vascularisation des carpelles ait été démontrée. Il est probable qu'un genre, relativement peu individualisé par rapport à *Carya*, comme *Annamocarya* a cependant dû se différencier au cours des temps prétertiaires.

Nous avons, en outre, pu procéder à une révision systématique d'un certain nombre de *Carya* et de *Juglans*. Notons enfin que les déterminations que nous avons faitcs, et surtout que les critères de détermination que nous avons mis au point ont nécessairement des incidences en aréologie, mais cela dépasse le cadre de notre présent travail.

(1) Caractère corrélatif d'une extrême réduction de la loge et de la graine. L'accroissement de celle-ci serait un caractère plus évolué, au moins dans le genre.

Source*: MNHN, Paris

CHAPITRE V.

A LA RECHERCHE D'UNE CONCEPTION COHÉRENTE DE LA FLEUR ANGIOSPERMIENNE. LES THÉORIES ACARPIQUES. APEX VÉGÉTATIFS ET APEX REPRODUCTEURS.

« It would seem, however, that the time has come to abandon discussions as to what is leaf and what is stem and to turn attention to the problems of physiology which determine the arrest of floral apices and the subjacent formation of ovuliferous toral growths ».

J. M. THOMPSON
(Nature, 137, 70, 1936).

« Morphologists appear to be wrong in seeking to argue whether or not a flower is a modified leafy shoot ».

W. R. PHILIPSON
(Biol. Rev. 1950).

D'excellentes mises au point ayant été publiées assez récemment sur les théories morphologiques de la fleur — BROULAND, 1935 ; NEWMAN, 1936 ; ARBER, 1937 ; GRÉGOIRE, 1938 ; WILSON et JUST, 1939 ; DOUGLAS, 1944 ; ARNAL, 1945 ; PLANTEFOL, 1948 ; OZENDA, 1949... — nous ne répéterons pas, une fois encore, les développements sur ce sujet. Ne feront, ici, l'objet d'un examen approfondi que les théories dites, d'un terme d'ailleurs peu heureux, *acarpiques*, dues toutes à des auteurs contemporains.

Ces auteurs ont conjointement réussi à créer un *climat* où la libre recherche peut s'épanouir à l'abri des idées-tabou (lesquelles doivent passer à la défensive), à l'abri notamment de cette notion qui veut que deux catégories d'organes — l'un caulinaire, l'autre foliaire — composent la fleur. L'acarpie, c'est avant tout la négation de ce dualisme, *au niveau de la fleur*. Sur ce point THOMPSON, GRÉGOIRE et PLANTEFOL s'identifient.

Source : MNHN, Paris

Nous pensons que, entendue dans un certain sens qui ne nous semble pas en trahir l'esprit, la théorie de THOMPSON donne de la fleur et de la floraison, sous l'aspect morphologique, une transposition scientifique éminement séduisante. Elle a fait déjà (telle que nous la voyons) un adepte de marque en la personne de PHILIPSON (1949).

Cet exposé appelle un certain nombre dc développements qui seront présentés dans la séquence suivante :

— l'unité de la pousse végétative.

— la théorie acarpique de J. M. THOMPSON.

— la théorie acarpique de V. GRÉGOIRE.

— la transformation de l'apex végétatif en apex floral ou inflorescentiel.

§ 1. — L'unité de la pousse végétative.

La question mise au concours, en 1866, par l'Académie des Sciences de l'Institut de France, et qui nous valut le magistral mémoire de VAN TIEGHEM, était d'étudier la structure anatomique du pistil et du fruit dans ses principales modifications. Mais les termes mêmes dans lesquels elle fut énoncée en dit long sur l'intangibilité, implicitement admise, des principes a priori qui gouvernaient alors la pensée botanique. Leur force était telle qu'après un siècle de recherches sur les structures florales, c'est à peine si l'on en vient, de nos jours, à les metttre eux-mêmes en question. Nous tenons, quant à nous, que c'est le principe de distinction catégorique établi entre la tige et la feuille, l'axe et les appendices, qui a le plus nui à l'intelligibilité des faits, laquelle conditionnait à son tour l'édification de la Systématique et de la Pbylogénétique.

« L'organisation de la fleur, dit l'Académie, est maintenant ramenée par *tous* (1) les botanistes à un type général, dans lequel on considère *tous* (1) les organes qui la constituent comme dérivant de modifications diverses des feuilles.

Le pistil, placé au centre de la fleur, présente cependant quelquefois des difficultés pour une assimilation complète de ses diverses parties aux *organes appendiculaires* (2) ou *foliaires*. *L'axe* (1) même de la fleur , prolongé et diversement modifié, parait, dans certains cas, entrer dans la constitution du pistil et des placentas et par suite dans celle du fruit qui en résulte ».

On demandait ensuite aux concurrents de s'efforcer à éclaircir le problème par l'anatomie vasculaire, estimant que l'organogénie et la tératologie n'y avaient pas pleinement réussi. Mais cette façon de le poser nous renseigne à la fois sur l'état de la Science et de la pensée à l'époque et sur l'impossibilité où l'on se trouvait alors de découvrir

(1) C'est nous qui soulignons.
(2) Terme dû à TURPIN (1820).

Source . MNHN, Paris

une solution satisfaisante que personne n'était préparé à accepter. Impossibilité qui ne tenait pas tant à une insuffisance d'ordre technique qu'à un climat intellectuel non préparé, tout pétri encore des abstractions et de la scolastique de la Philosophie de la Nature : on veut déterminer la part respective de l'axe et des appendices dans la structure florale avant même de s'assurer de leur réalité objective en tant qu'entités. Van Tieghem pose aussitôt le problème en termes non équivoques, sur le plan anatomique :

« La question se réduit à déterminer si, dans un ovaire donné, chacun des faisceaux longitudinaux qui fournissent aux ovules leurs branches vasculaires fait *actuellement* partie de l'axe de la fleur, ou si, après être entré jusqu'à une certaine hauteur dans la constitution de cet axe, il s'en est détaché, pour devenir foliaire, au-dessous du point où il a commencé à produire les rameaux ovulaires. Dans le premier cas, le lieu d'insertion des ovules, c'est-à-dire le placenta, est axile, dans le second il est *appendiculaire* ».

Van Tieghem donne ensuite la définition d'un axe : *le système vasculaire d'un axe est symétrique par rapport à une droite ; celui des appendices n'est symétrique que par rapport à un plan.* Quant à sa définition de l'insertion vraie des appendices, rappelons-la : *c'est le point où le système vasculaire de l'organe inséré se sépare du système vasculaire de l'organe-support.*

Devant de telles affirmations, une telle rigueur, on croit rêver ! Certes nous sommes en 1867. Mais où est le progrès dans l'œuvre d'un Eames que toute une école a suivi ? Mais en dehors de la lettre, et d'un tour nouveau donné au raisonnement, parfois d'un appel ingénieux à des faits plus complexes et plus appropriés où est le changement profond, dans l'esprit, chez un Troll et son école ? chez Saunders, Hagerup, Thomas ? On cherche en vain dans la plupart des travaux une théorie d'où serait banni tout recours, direct ou indirect, à une dualité d'essences. Vue que rien ne vient étayer et qui n'est qu'un reliquat de la pensée idéaliste de la première moitié du XIX[e] siècle. G. F. Wolff, dès 1766, ne voyait déjà dans la plante qu'une tige et des feuilles.

Fondements de la conception unitaire.

La science moderne permet de rejeter toute notion dualistique appliquée à la nature végétative. Il nous faut ici traiter de cette nature végétative avant d'en venir à la fleur, car les problèmes concernant celle-ci dépendent largement, nous le verrons, de la conception que nous pouvons nous faire de celle-là. Bien entendu, s'il nous faut ainsi sortir des cadres que nous nous sommes assignés, ce ne sera que pour une brève évocation des arguments et des faits dont nous avons besoin. Très brève, mais, c'est notre sentiment, décisive évocation !

Depuis longtemps déjà certains botanistes avaient génialement posé les bases d'une conception unitaire de la fleur, ou de la pousse végétative. J. M. Schleiden, dès 1839, émettait une vue sur l'ovaire infère peu éloignée de celle que nous prônons. En 1849 il déclarait :

Source : MNHN, Paris

« The superior pistil may also be wholly composed of axial organs. The following axioms will serve as a base of departure : axis and leaf are not distinguishable hy any difference of external form, but by their peculiar processes of dévelopment ».

Il admettait, de la théorie de la métamorphose, le principe général du « progressive development ». Il a été, en outre, l'initiateur de la méthode ontogénétique dès 1837, et il ne croyait pas à la méthode anatomique : « little can be expected of anatomy ». Pour lui le « stem-pistil » des Légumineuses et des *Lilliaceae* est développé à partir de structures de type foliaire qui sont réellement caulinaires. Etrange conclusion ! pense G. E. Douglas (1944) tenant de la théorie classique. Mais c'est là, déjà, la préfiguration très explicitée de la théorie thompsonienne. Il n'a manqué à Schleiden que d'être suffisamment conséquent avec soi-même, ce qui l'eût amené à rejeter, universellement, toute mixture de placentas caulinaires (ovulophores) et de carpelles foliaires.

Il faut citer aussi Goebel qui, dès 1886, niait qu'il existât une différence fondamentale entre tige et feuille. Mais lui aussi reste insuffisamment dégagé des idées régnantes.

On est frappé du recul marqué dans les positions actuelles par rapport à celles que tenait un homme comme le tératologiste anglais M. T. Masters, dès 1868.

Dès cette date en effet Masters écrivait dans son Manuel « Vegetable Teratology »

— que non seulement les pièces florales sont morphologiquement identiques aux feuilles.

— mais que morphologiquement il n'y a aucune distinction entre feuille et axe.

Masters était arrivé à ces conclusions à la suite de ses études sur les anomalies végétales les plus diverses. Il n'y a pas lieu de s'étonner que, par cette méthode qui est en somme une *Morphogénétique expérimentale naturelle*, il soit parvenu à des résultats que rejoignent les expérimentateurs modernes (Wardlaw, Gavaudan..). Masters écrit textuellement ceci :

« On peut dire que les distinctions ordinairement tracées entre feuille et axe ne sont pas absolues et que si cependant une telle séparation peut être faite pour une raison descriptive ou d'ordre physiologique, morpbologiquement les deux organes sont identiques ».

« On peut dire encore que feuille et axe sont deux phases du même organe ».

Dans ses considérations sur l'ovaire infère ou sur les lypes de placentation Masters en revient toujours à dire que, dans son *esprit*, les controverses classiques à ce sujet ne présentent que peu d'intérêt.

Dès le début du XX[e] siècle, avec Potonié (1903), le courant unitaire prend un nouveau départ : toute plante vasculaire est un axe dont les feuilles ne sont que des modifications. Lignier, vers la même époque, avec sa notion de *cauloïde*, et surtout, beaucoup plus tard, Zimmermann

Source . MNHN, Paris

(1930), avec sa théorie des *télomes* d'après laquelle les plantes seraient des axes concrescents produisant des sporanges, ont accumulé des faits et des raisonnements renforçant le courant unitaire. EMBERGER (1952), à la suite d'un exposé intitulé « Tige, Racine, Feuille », apporte dans le même sens une série d'arguments et de faits qui s'ajoutent à ceux qu'il avait déjà rassemblés dans ses publications antérieures. « Aucune barrière, écrit cet auteur, n'existe entre les trois catégories d'organes ». Dans les Angiospermes vivantes on rencontre des axes feuillés qui imitent à s'y méprendre telle feuille composée, mais aussi, à l'inverse, des feuilles composées rappelant étroitement des systèmes caulinaires. Les conclusions d'EMBERGER reposent avant tout sur une vaste enquête de Morphologie comparée et de Phylogénétique. Nous y renvoyons le lecteur. Nous retenons ce qui nous intéresse plus spécialement ici, le fait qu'aucune différence fondamentale n'existe entre tige et feuille, d'après ces auteurs. Nous n'avons pas, d'autre part, à prendre parti sur la théorie qu'ils tirent de tels faits.

Une place spéciale doit être réservée ici à l'un des plus éminents morphologistes contemporains, Miss Agnes ARBER. Il y a dans l'œuvre érudite de cet auteur une documentation et une pensée où notre thèse trouve un riche appui. Miss ARBER au lieu de rejeter la théorie de la métamorphose, s'efforce de l'intégrer sur un plan supérieur. Elle a parfaitement saisi que l'inadéquation entre la théorie et les faits venait de la postulation métaphysique d'organes prédéterminés que sont la feuille, la tige, la racine, catégories essentielles de l'*urpflanze* ou archétype goethéen. En dépit, écrira-t-elle (1950, p. 58), d'un succès général indubitable de la théorie de GOETHE et de CANDOLLE quant au gynécée, on reste avec le sentiment d'une certaine insatisfaction devant l'homologation directe de la feuille et du carpelle :

« The goethean conception is bound up with the idea that the phyllome is an organ *sui generis* ».

Il faut, dit-elle, envisager de remplacer cette notion

« by an interpretation of the leaf, which sets it in closer relation to the rest of the plant, and which may enable us to form a picture of the flower including but transcending the GOETHE-de CANDOLLE theory ».

C'est Miss ARBER (1950, p. 74) qui rappelle la suggestion de DRESSER (1859) selon laquelle la feuille est un axe modifié. C'est elle encore qui rappelle la position de C. DE CANDOLLE selon laquelle la feuille bifaciale ordinaire est un axe altéré par l'atrophie du cône terminal, à la fois à son sommet et sur son côté adaxial, tandis que dans les feuilles peltées et cylindriques, cette atrophie affecte le sommet seul. Miss ARBER a repris cette idée que la feuille est une « partial-shoot » « arising laterally from a parent whole-shoot ».

Les arguments histogénétiques.

Ils concernent principalement la différenciation vasculaire et ne vont pas à l'encontre de notre façon de voir.

Source : MNHN, Paris

Les tenants de l'école phytonienne — qui voient en la feuille l'organe primordial, essentiel — ont en dernier ressort objecté que la différenciation vasculaire basipète des traces foliaires imposait de considérer que ce n'est pas l'axe qui produit la feuille, mais au contraire la feuille qui construit l'axe. Et GRÉGOIRE lui-même considère que c'est là un trait fondamental de la pousse feuillée. Plusieurs auteurs ont soutenu ce point de vue, notamment PÉLISSIER (1939). La différenciation vasculaire serait bidirectionnelle à partir d'un nœud foliaire. On ne peut accorder à cet argument aucune valeur, pour plusieurs raisons :

1) Les phytoniens ne voient dans l'ontogenèse que l'appareil vasculaire. Ils procèdent ainsi du même état d'esprit que VAN TIEGHEM en anatomie. Or le fait invoqué pourrait être exact sans être pour autant la preuve qu'ils veulent y voir. Ce qui compte avant tout c'est la différenciation « prodesmogénique » ou procambiale et au préalable même, la distribution du méristème. Or, nous ne voyons pas que le méristème soit plus d'origine foliaire que caulinaire.

2) Un grand nombre de travaux récents ont remis le fait même en question. Des auteurs comme HELM (1932), SATINA et BLAKESLEE (1941), MAJUMDAR (1942), ESAU (1942-43), REEVE (1943), ENGARD (1944), MILLER et WETMORE (1946), BOKE (1947-8-9), LAWALRÉE (1948), KASAPLIGIL (1951) etc... observent une différenciation acropète vers la feuille. Il nous a semblé que, au moins dans certains cas, la différenciation se faisait à différents niveaux, et simultanément.

GRÉGOIRE soutient que « jamais les cordons procambiaux ne se trouvent formés dans une tige feuillée, au-dessus du niveau d'insertion du primordium foliaire le plus élevé. Cette opinion peut se trouver en défaut. Nous y reviendrons dans un instant.

Les apports de la Morphogénétique expérimentale.

C'est de cette jeune science que nous obtiendrons le plus ample faisceau de faits nouveaux, qui doivent être déjà considérés comme fondamentaux. Investie de tous côtés par les morphologistes, les physiologistes, les généticiens, les mathématiciens, les bio-physiciens, et à l'aide de méthodes expérimentales, la forme végétale commence à livrer quelques-uns de ses secrets.

Dans ses expériences sur *Dryopteris aristata*, pour éprouver la valeur des concepts de centre et de champ physiologique de croissance empruntés à SCHOUTE (1913), le botaniste anglais C. W. WARDLAW, Professeur à l'Université de Manchester, a notamment montré combien était faible l'équilibre entre bourgeons et primordiums foliaires, équilibre qui fait que tel primordium est gemmaire ou foliaire, et qui ne tient probablement qu'à la position de celui-ci et aux conditions bio-physico-chimiques liées à elle.

Il est juste d'ailleurs de rappeler que les travaux entrepris par WARDLAW sur la chirurgie du méristème apical s'inscrivent dans la

Source : MNHN, Paris

lignée des recherches de phyllotaxie expérimentale poursuivies en Angleterre, depuis 1931, par R. et M. SNOW, sur *Lupinus albus* et *Epilobium hirsutum*.

WARDLAW (1949) dans les expériences que nous allons rappeler reprend les termes mêmes des SNOW. Il désigne par I_1, I_2... les territoires présumés des prochains primordiums, ce que nous pouvons appeler les initiums ; par P_1, le plus jeune primordium visible, P_2 celui qui le précède immédiatement, et ainsi de suite.

Constatant, d'une part, que le taux de croissance des primordiums foliaires (formés sur les flancs du cône apical) est considérablement plus grand du côté abaxial que du côté adaxial, d'autre part, pensant que des effets inhibiteurs, procédant de la cellule apicale, peuvent en être responsables, WARDLAW est amené à se demander si la symétrie dorsiventrale ne résulte pas de cette inhibition. WARDLAW entreprend alors d'isoler I_1 du sommet, en pratiquant une incision tangentielle. Il obtient un primordium de symétrie radiale. Ainsi un bourgeon est induit à la place normale d'un primordium foliaire. WARDLAW trouve là une confirmation de son hypothèse : en empêchant l'inhibition due au sommet, on obtient une égalisation des taux de croissance sur tous les côtés.

Dans d'autres expériences la position de I_1 est isolée à la fois de la cellule apicale et de P_3 et P_5, primordiums adjacents dont l'auteur pense qu'ils peuvent affecter la croissance de I_1. Là encore, le plus souvent, des bourgeons ont été obtenus à la place de I_1, caractérisés par une rapide croissance relative et par la présence d'une solénostèle dès le début.

Sur la base de ces expériences, et d'autres, WARDLAW est en droit d'attribuer la distribution des membres latéraux à l'activité continue de la cellule apicale et à la formation régulière de centres de croissance dans le méristème apical.

On peut aussi induire des primordiums foliaires en dehors des positions phyllotaxiques normales ; ou encore des primordiums foliaires en position de primordiums gemmaires (WARDLAW 1949, 1950).

Il y aurait, d'autre part, tout un jeu d'inhibitions réciproques en sens acro- et basipète. Si les positions et taux de croissance de nouveaux primordiums sont déterminés par les primordiums plus âgés, l'inhibition des membres interfoliaires (bourgeons) est partiellement due aux primordiums plus jeunes.

Des recherches expérimentales du même genre ont démontré que la différenciation du système vasculaire d'une pousse végétative est principalement acropète, et que la stèle comprend à la fois des composants caulinaires et des composants foliaires. En supprimant les primordiums foliaires chez une fougère WARDLAW a constaté que le stipe se développait avec un système vasculaire propre, obtenant non plus la dictyostèle normale, mais la siphonostèle. Ainsi l'assertion de GRÉGOIRE rappelée ci-dessus devient-elle caduque : le système vasculaire de la tige peut exister en dehors de l'action morphogénétique des feuilles.

Source . MNHN, Paris

Les organes latéraux, écrit WARDLAW (1952), sont l'*expression d'une croissance* à l'apex d'une pousse et *ne sont pas spécifiquement prédéterminés* — il n'y aurait pas de substances spécifiques — soit par la constitution héréditaire de la plante, *soit par la préexistence, dans la race, d'organes de différentes catégories fondamentales.* Ces lignes, de WARDLAW, expriment clairement et parfaitement notre conception ; elles nous apportent l'appui décisif. A la lumière de ces travaux on voit ce qu'il faut penser des définitions d'axe et de feuille données par VAN TIEGHEM : l'axe et la feuille, en tant qu'organes latéraux, ne seraient que l'expression d'une croissance.

C'est dans le même sens que P. CHOUARD (1952) parle de la notion de « nature d'organe » comme d'un terme commode en pratique mais qui doit en réalité faire place à une notion physicochimique de quantités convenables de substances définies mises à la disposition de cellules qui jouissent d'autre part d'un patrimoine génétique déterminé. Les travaux de CHOUARD (1937) sur les rapports entre tige et feuille chez certaines Monocotylédones viennent eux aussi à l'appui de nos vues.

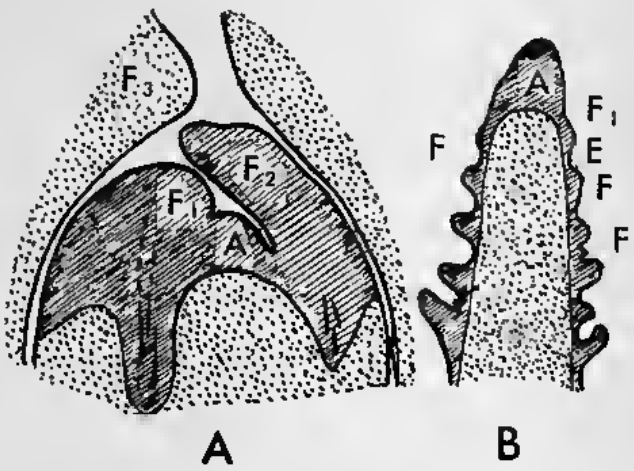


fig. 83

FIG. 83. — A, *Endymion non scriptus* (en mars) ; la feuille la plus récente (F_1) occupe encore la position apicale dans l'axe du bulbe, et l'apex physiologique (A) se montre comme un diverticule latéral de F_1. Bientôt il repoussera F_1 de côté, dans une situation analogue à celle qu'occupe actuellement F_2, mais représentera alors l'ébauche de la feuille suivante, au bord et à gauche de laquelle sera l'apex physiologique, etc. Ici, la tige, c'est-à-dire le plateau du bulbe, semble n'être formée que par une somme de feuilles, coalescentes par la base.

B, *Elodea canadensis* (en décembre) ; ici, au contraire, l'apex physiologique occupe la position géométriquement apicale et axiale ; un grand nombre de ses cellules sont appelées à ne former que des tissus de la tige ; les ébauches foliaires (F_1, F_2...) ne s'individualisent que plus tard, sur les côtés de l'apex caulinaire, séparées par des entre-nœuds (E) dès l'origine. Ici, la tige semble avoir une existence autonome et les feuilles lui paraissent subordonnées. Ces deux figures d'après CHOUARD.

Source : MNHN, Paris

L'ontogenèse de la pousse feuillée chez certaines plantes comme *Endymion* (fig. 83) présente de telles fluctuations, suivant les conditions, que CHOUARD se demande si parfois la tige n'est pas « qu'une somme de base de feuilles », alors qu'à d'autres moments, quand la croissance est accélérée « on croit avoir affaire à une tige authentique dont le pourtour seul est formé par les bases des feuilles ».

Qui plus est, normalement les réactions respectives de la feuille et de la tige à l'étiolation sont contraires : nanisme chez l'une, allongement chez l'autre. Or, chez *Endymion*, l'étiolation détermine au contraire un excès d'allongement des limbes. Et CHOUARD s'interroge : une telle feuille est-elle bien l'homologue d'une feuille de Dicotylédone ? D'autre part, ajoute CHOUARD, ARBER avait déjà fait remarquer que par son mode de croissance basilaire ce limbe de Liliacée se montre l'homologue d'une gaîne d'Ombellifère, et non du limbe.

Tous ces faits et expériences tendent à montrer qu'il n'y a pas d'organes distincts, essentiels, prédéterminés, mais que ce sont les conditions biophysicochimiques de la croissance et du développement dans une espèce donnée qui sont déterminantes. Comme le dit très bien CHOUARD les notions de « natures d'organes », bien fondées dans le sens commun, n'ont pas la signification d'essences.

En d'autres termes, la notion du dualisme morphologique de la pousse feuillée fait beaucoup plus appel à des apparences qu'à des faits scientifiquement établis. Pour nous, l'unité profonde de la pousse feuillée ne fait aucun doute. On peut considérer que feuille et tige ne sont que deux aspects relativement fixés du corps végétal en croissance. Tige et feuille ? Termes commodes pour désigner une réalité qui, dans sa mouvance, garde une fixité suffisante pour être décrite dans la généralité des cas. La forme des végétaux oscille entre deux pôles extrêmes, tige sans feuilles et feuilles sans tige, mais réalise normalement le type moyen qu'est la tige feuillée.

La dénomination *pousse végétative* est un excellent terme qui ne préjuge pas la valeur morphologique des parties et qui, d'autre part, couvre tout le champ du balancement morphologique en question.

Source : MNHN, Paris

§ 2. — Théorie acarpique de J. McLean Thompson.

La théorie la plus originale et la plus constructive, celle aussi qui semble intégrer le plus valablement les faits a été développée par J. M. Thompson dont une première publication sur la floraison remonte à 1924. Reprenant les notions déjà connues, mais qu'il tient pour essentielles, d'*axe sporogène*, de *croissance torale* et de *croissance apicale limitée*, il a pu jeter les bases, parfois précisées jusque dans le détail, d'une conception neuve dans son ensemble et irréductible à tout autre. Il a eu le non moindre mérite aussi de revenir à une méthode de travail abandonnée depuis longtemps et fondée avant tout sur l'ontogénétique comparative : celle qui prend pour objet d'étude les « carrières » comparées des « axes » floraux. Sa foi dans l'ontogénétique florale comparative que devaient utiliser peu après, et si utilement, des auteurs comme Hagerup et Grégoire, a été totale. Thompson s'est dégagé admirablement des *idées* et des *méthodes* régnantes.

Dans ses recherches sur les Légumineuses (1931) et sur les *Scitaminae* (1933) la pensée de Thompson, alors à maturité, peut s'écouler librement en un large flux qui ne connait point de méandres, bousculant les obstacles classiques et fonçant vers le but final : l'établissement d'une conception florale d'où sont bannies toute interprétation carpellaire au sens classique du gynécée, toute survivance du carpelle en tant qu'organe *prédéterminé*. Pour les *Scitaminae* Thompson veut édifier une théorie de la floraison scitaminéenne (The theory of scitaminean flowering) en se référant à la nature acarpique de certains types d'ovaire infère. Le pas suivant (1934) sera décisif, et c'est *l'état de Floraison connu comme Angiospermie* (The state of flowering known as Angiospermy) où Thompson, élargissant et précisant encore sa pensée, explicite sous forme coordonnée sa *Théorie de l'Angiospermie acarpique*. Des types d'ovaires inférés, de légumes ou gousses, de follicules et d'akènes y sont examinés et intégrés : c'est dire le degré de sa généralité.

La fleur angiospermienne est fondamentalement un *axe* revêtu d'un méristème sporogène, hétérosporogène dans sa partie supérieure, stérile à la base. L'axe-fleur est un sporange à l'état potentiel et provient de la transformation d'un axe végétatif. Ce sont les processus de croissance, apicale et torale, qui gouvernent les transformations de cet axe-sporange au cours de l'édification de la fleur.

Telle est, ramenée à ses traits essentiels, la théorie acarpique de Thompson. Dans la théorie classique c'est la feuille qui, pour ainsi dire, détourne toute la réalité à son profit. Ici, c'est l'axe. Mais la première suppose implicitement, ou bien la dualité axe-appendice avec rôle prédominant de l'appendice, ou bien l'unité par évanouissement de l'axe en tant que partie autonome ; la seconde n'admet que l'axe qui forme des émergences. L'unité se fait, dans un cas, au détri-

Source : MNHN, Paris

ment de la feuille, dans l'autre au détriment de l'axe. Et c'est sur ce point majeur que, précisément, achoppent les deux points de vue. La théorie de THOMPSON et la théorie classique sont, dans leur esprit, antithétiques.

Mais comment THOMPSON voit-il la fleur se construire à partir de l'axe sporogène ? Comment passer de celui-ci à la fleur ? Ce sont le ralentissement ou l'arrêt de la croissance apicale et la dérivation de celle-ci au profit de croissances latérales ou torales qui interviennent. Le réceptacle se forme, qui n'est qu'un étalement du tissu potentiellement sporogène. Des émergences se manifestent, qui ne sont nullement essentielles : bractée, bractéoles, sépales à la base stérile ; pétales, staminodes, étamines, styles, placentas, ovules... dans la partie supérieure. Ce sont là des émergences ou protubérances de l'axe accessoires et *non prédéterminées* morphologiquement. Leur distribution relève souvent des lois phyllotaxiques classiques : elle est en rapport avec la croissance et un certain équilibre spatial et nutritif.

La croissance de l'axe étend le méristème sporogène et lui donne une configuration définie. La région microsporangiale se soulève régulièrement en certains points ; ce sont des émergences de pétales et de staminodes, puis d'étamines. Qu'est-ce qu'une étamine ? C'est d'abord le soulèvement d'une portion du microsporange, formant ainsi le primordium de l'anthère, lequel sera ensuite exhaussé encore par la formation du filet ou support stérile.

C'est encore du processus de croissance, apical ou toral, que dépend la position finale des bractéoles, sépales, pétales, staminodes et étamines. Si la croissance torale prévaut, une fleur inférovariée en résulte, *l'axe forme une coupe tapissée intérieurement d'un méristème* qui est le mégasporange potentiel. Les dernières étamines formées peuvent être non-fonctionnelles, et suivies par des émergences non-sporogènes qui donneront les stigmates : c'est la fin du microsporange. La croissance torale se poursuivant, le mégasporange potentiel s'étend et des émergences saillent sous les émergences stylaires : ce sont les placentas. Chaque placenta s'allonge lentement vers le sommet de l'axe qui est le fond de la coupe. Les émergences nucellaires apparaissent à leur tour : chacune emporte une portion du mégasporange potentiel.

Par la suite le nucelle est surélevé par la formation d'un support stérile, le funicule. La croissance limitée du nucelle est dérivée latéralement vers la création d'organes tels qu'arille et téguments.

La fleur supérovariée ne diffère de la fleur infèrovariée que par le fait que c'est la croissance apicale, plus longtemps maintenue, qui donne à la fleur sa configuration générale. *Quand cette configuration de l'axe sporogène est donnée* la croissance torale supplée la croissance apicale alors en déclin, ou même stoppée. Mais les modalités d'action de cette croissance torale sont variées, ce qui explique la diversité des types de fleurs supérovariées. Dans certains cas la croissance torale, dérivation de la croissance apicale arrêtée, joue sur

Source : MNHN, Paris

l'*apex* même de l'axe : c'est une croissance torale apicale qui soulève le mégasporange potentiel et l'exhausse sous la forme d'une émergence connue sous le nom de carpelle. Mais le démarrage de la croissance torale peut être différé jusqu'à ce que la plus grande part du méristème sporogène ait été surélevée sur de petites émergences. Ainsi chez *Nigella*, dont le cas sera présenté ici en détail, la croissance torale porte sur le tissu sous-jacent aux émergences prises trois par trois ; les follicules résultent de l'union d'émergences initialement indépendantes. Le nombre d'émergences absorbées dans la construction d'un follicule peut varier considérablement avec l'espèce, ou à l'intérieur même d'une espèce, avec les fleurs individuelles, en nombre et en localisation.

Chez *Delphinium* un seul follicule peut occuper une position apparemment terminale. Le légume naît de même par union d'émergences du méristème sporogène de l'axe. Il grandit par croissance de l'axe et peut revêtir une forme foliaire : c'est un *phylloclade* sporogène (tissu sporogène de l'axe en forme de feuille), non un carpelle.

L'akène n'est qu'une *forme simple* d'émergence du méristème sporogène de l'axe : il se réduit à une unique émergence. Un axe sporogène producteur d'akènes forme un nombre d'émergences en rapport avec sa croissance apicale, et toutes potentiellement équivalentes. C'est de la croissance apicale de l'axe que dépend l'importance du micro- et du mégasporange potentiels. Les akènes sont des phylloclades comparables aux légumes, follicules et autres formes d'émergences ovulifères ; comme ces derniers ils peuvent parfois produire plusieurs émergences ovulaires. L'akène n'est qu'un étalement émergeant de l'axe au niveau du mégasporange potentiel.

La question de l'apex résiduel. — Dans « The state of flowering known as angiospermy » et dans sa réponse à Newman (1936), Thompson insiste sur la question de l'apex résiduel. Dans la fleur infèrovariée, quand la croissance torale a commencé, l'apex ne joue plus aucun rôle direct dans la formation des émergences. L'ovaire est immédiatement et invariablement défini : c'est le torus qui assure la sporogenèse. Et Thompson n'hésite pas à considérer comme équivalents le phylloclade de la fleur supèrovariée d'une part, les placentas fertiles ou stériles de l'ovaire infère d'autre part.

La persistance de l'apex axial se manifeste diversement dans les fleurs supèrovariées. Les phylloclades peuvent naître successivement et n'entraîner nullement l'arrêt de la croissance apicale. On peut observer, par exemple, chez *Caltha* des émergences avortées au delà des « carpelles ». Chez *Primula*, alors que la croissance torale a construit l'ovaire, l'apex axial reprend sa croissance étalant ainsi le méristème sporogène, et entraînant la formation d'émergences ovulaires. C'est en somme ici, toute la surface sporogène de l'apex résiduel qui équivaut à la surface entière, interne, potentiellement ovulifère, de l'ovaire infère. C'est aussi l'équivalent de tout le tissu ovulifère des « carpelles apocarpes ».

Source : MNHN, Paris

Conclusions. — THOMPSON rejette catégoriquement toute notion de pièce florale prédéterminée, toute catégorie prototypique. La fleur est une « unitary shoot ». Il n'y a pas une évolution du sépale, une évolution de l'étamine ou du carpelle mais l'évolution de l'axe sporogène. Rien dans l'organisation de l'akène ne peut faire penser à une dérivation phylétique de celui-ci à partir du follicule. Si THOMPSON admet une réduction phylétique, c'est celle du tissu sporogène, liée elle-même à une réduction de la croissance. Une espèce à petit nombre de carpelles ne descend pas nécessairement d'une espèce à grand nombre de carpelles. De même aucun fait ne vient justifier l'idée que l'ovaire infère soit plus évolué que l'ovaire supère. Toutes ces notions phylogénétiques procèdent d'un état d'esprit qui veut voir en la fleur le résultat d'une métamorphose suivant le schéma classique. THOMPSON, le premier, a réussi à se dégager pleinement de ce courant de pensée.

Nous allons maintenant présenter un cas précis, celui de *Nigella*, étudié par THOMPSON, pour illustrer la conception de cet auteur ; pour assister, peut-on dire, à la préhension de la réalité, et à son intégration théorique suivant une méthode ingénieuse et originale.

Le follicule de Nigelle.

C'est sous forme d'un petit cône dépourvu d'appendices que, dans les tout premiers stades ontogénétiques, se présente le primordium floral de *Nigella damascena* L. Mais il ne tarde pas à s'élargir en dôme affaissé sur lequel des émergences basales se manifestent, en ordre acropète, et suivant 8 orthostiques (parastiques, rectifie PLANTEFOL). Ainsi naissent 1 bractée, 4 épisépales, 5 sépales. Les 8 émergences suivantes croissent avec une extrême lenteur tandis que les émergences sépalaires prennent une rapide extension : ce sont les émergences pétalaires. La croissance de l'apex en dôme, vigoureusement freinée, se poursuit encore quelque peu, cependant que de multiples émergences saillent régulièrement suivant toujours les 8 orthostiques, à la suite des émergences pétalaires. La croissance apicale prend fin quand 86 à 88 émergences au total, sont apparues.

Invariablement les 18 émergences inférieures mûrissent comme bractée, épisépales, sépales et pétales, la variation numérique n'affectant que gynécée et androcée. Les dernières émergences s'unissent, trois par trois, par suite d'une croissance torale intéressant le tissu qui leur est sous-jacent. Ainsi prennent corps les 5 follicules de forme foliaire. Il reste un apex résiduel, dont la croissance arrêtée a été dérivée vers les follicules, en croissance torale.

THOMPSON rejette la conception unitaire classique du follicule : les 3 émergences initiales d'un follicule ont, par suite du développement, un torus commun.

Source . MNHN, Paris

La vascularisation acropète de la fleur se différencie dans le follicule de bas en haut comme dans les autres pièces florales. Le système vasculaire de l'axe se prolonge dans les bords placentaires.

La conception unitaire des carpelles foliaires ne s'accorde ni avec l'ontogenèse précoce, ni avec la structure adulte. En effet chez *N. sativa* L. :

1) la régularité des orthostiques se trouve rompue au niveau des carpelles : il n'y aurait que 5 feuilles carpellaires pour 8 orthostiques. La notion de pluralité originelle des émergences folliculaires résout harmonieusement la difficulté (fig. 84) ;

2) le dénombrement des émergences sur la jeune fleur et sur la fleur adulte montre qu'il n'y a pas coïncidence numérique : 70 émergences là, 60 ici, si l'on prend les nombres moyens d'émergences situées au delà des émergences pétalaires. THOMPSON considère comme paradoxal de supposer des avortements. La réalité, pense-t-il, c'est que 10 + 5 émergences ont été utilisées dans l'édification des 5 follicules ;

3) on observe dans la fleur adulte que certaines étamines sont insérées sur l'axe à des niveaux plus hauts que les bases des follicules. Ce sont les étamines interfolliculaires (76, 77 et 78 ; fig. 84). Selon la conception classique un tel fait impliquerait que des carpelles sont intercalés dans les séries d'étamines, ce qui n'a jamais été observé et semble absurde. Il est beaucoup plus vraisemblable d'admettre que la croissance torale a uni secondairement, trois par trois, des émergences initialement équivalentes ;

4) les faits de sporulation ne s'harmonisent pas avec une vue unitaire des carpelles foliaires. Et THOMPSON s'efforce de montrer, par une méthode qu'il a brillamment mise au point, et dont il se sert constamment, que l'ovulation d'un follicule de *N. sativa* ne dépend pas de ce follicule pris individuellement, mais de l'ensemble des 5 follicules. C'est une loi générale relevant de l'axe qui règle l'ordre chronologique de formation des émergences ovulaires. Et le mode d'exposition adopté par THOMPSON fait appel à des diagrammes où la surface collective des follicules est étalée (fig. 84). Une telle surface comporte 10 placentas rayonnants ou équidistants, ce qui fait 5 diamètres. Les ovules sont numérotés à partir de 1, en descendant, suivant leurs niveaux d'insertion lesquels donnent, d'après THOMPSON, une image fidèle de leur ordre d'initiation (ce que conteste PLANTEFOL). Deux ovules se forment toujours simultanément sur un même diamètre, chacun dans un follicule différent. C'est d'abord 1-1', puis 3-3', 5-5', 7-7', enfin 9-9'. Le processus se poursuit : 11-11', 13-13', 15-15' etc... Cette succession progresse jusqu'à la base commune du gynécée et peut être décrite comme de l'ordre de 6 + 10 (1). L'ovulation d'un follicule, on le voit, n'est donc bien qu'une partie d'un processus continu et équilibré d'émergence du tissu méristématique. Les condi-

(1) Il y a en effet $2 \times 3 = 6$ spirales : 1, 3, 5, 1', 3', 5'.

Source : MNHN, Paris

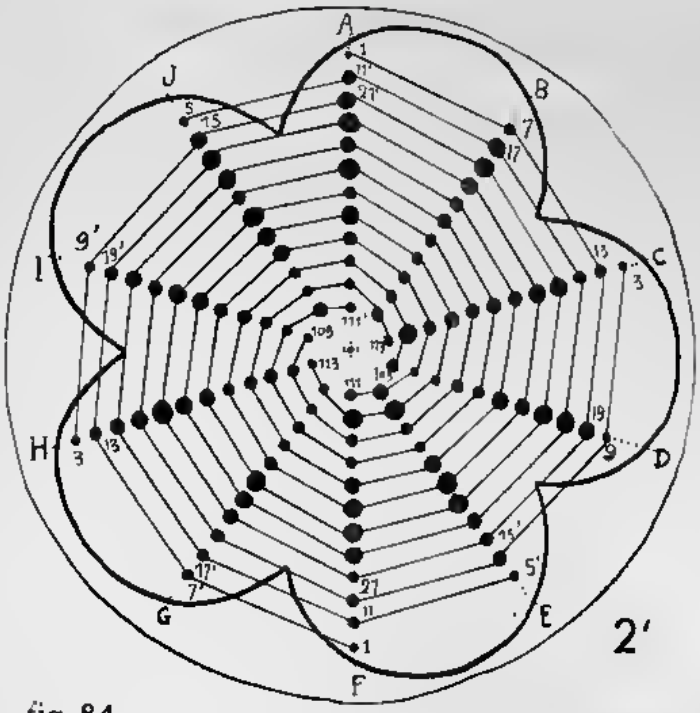


fig. 84

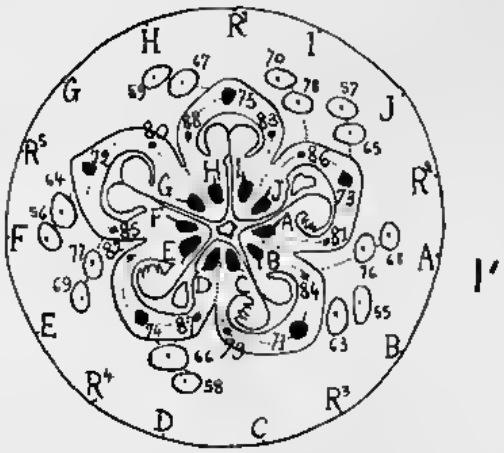


FIG. 84. — *Nigella sativa* L. 1', Section transversale d'une jeune fleur à proximité de l'apex. Celui-ci figuré au centre ne comporte aucune vascularisation. Les 5 follicules forment autour de l'axe un anneau profondément plissé suivant 5 étroits sinus. Les derniers filets staminaux, répartis en 8 orthostiques, ont été numérotés suivant leurs niveaux d'insertion. Les chiffres de 71 à 88 portés sur les parois des follicules marquent les positions approximatives des 15 émergences originelles entrant dans la composition des follicules. A, B, C, D, E, F, G, H, I, J désignent les 10 placentas. La surface ovarienne totale est déployée et limitée par le cercle externe où sont reportées les positions des placentas (de A à J) et les points médians intermédiaires $R^{1-2-3-4-5}$. 2', Projection de l'ovulation chez une fleur à 5 follicules. Là encore la surface interne globale des 5 follicules est supposée étalée et limitée par le cercle externe, les 5 follicules étant indiqués par une ligne en rosace (explications dans le texte). Ces deux figures d'après THOMPSON.

Source : MNHN, Paris

tions optimales de l'équilibre spatial et nutritif sont réalisées à l'échelle du gynécée dans son ensemble. Les follicules sont des phylloclades.

Il est intéressant de signaler ici le cas de néoténie expérimentale obtenu par P. CHOUARD (1952) sur la plante en question, *N. damascena* une des espèces étudiées par THOMPSON : les feuilles bractéaires y étaient insérées en *spirale* et non en verticille.

Critiques et Commentaires de la théorie thompsonienne.

THOMPSON — en même temps que SAUNDERS et GRÉGOIRE — a été violemment pris à partie par NEWMAN (1936) qui excipe d'une contradiction, trouvée par lui, entre ses propres observations sur la position du légume des Légumineuses et celles qu'il prête à THOMPSON, pour émettre de sérieux doutes sur l'ensemble de la théorie. Après avoir montré que le carpelle est originellement latéral, NEWMAN s'étonne que, pour THOMPSON, l'apex résiduel dans sa totalité donne naissance au légume ; par exemple chez *Acacia spadicigera*.

Mais cette critique de NEWMAN reste sans portée, et THOMPSON y a très bien répondu : d'abord il n'a jamais prétendu que ce soit un caractère essentiel du légume d'être terminal. Dans dix espèces étudiées par lui il a montré qu'*au cours de l'ontogenèse* il y a un cône apical résiduel. Même certains légumes *à maturité* ne sont pas terminaux : c'est le cas des espèces à légumes multiples (*Cassia fistula* ; *Ceratonia siliquastrun* avec 8-24 légumes par fleur). Mais en quoi cette position latérale peut-elle appuyer l'interprétation foliaire des carpelles ? C'est du point de vue thompsonien un pur non-sens. L'unique légume adulte d'un *Acacia* ne peut être une feuille carpellaire puisqu'il résulte d'une croissance torale qui a uni des primordiums initialement indépendants. Rien ne sépare un tel légume d'un follicule de *Nigella, Aconitum, Delphinium* ou *Caltha*.

En ce qui concerne la fleur infèrovariée la conception de THOMPSON, établie surtout d'après *Musa, Strelitzia* et autres Monocotylédones à carpelles pluriovulés, prête le flanc à la critique. Singulièrement, elle ne convient pas à la fleur des Juglandales. Chez celle-ci, en effet, l'émergence ovulaire se forme alors que la croissance torale a commencé, et c'est l'apex qui joue tout le rôle sporogène. Le torus ne prend aucune part à la production ovulaire : c'est l'apex résiduel, seul, qui est concerné. Qui plus est, la loge se forme alors que l'ovule est déjà avancé. Le développement de la surface interne des parois et des cloisons n'est nullement en rapport avec quelque sporulation.

Un certain dualisme semble, d'autre part, maintenu par THOMPSON, entre fleurs supérovariées et fleurs infèrovariées : les phylloclades qu'il s'agisse d'un légume ou d'un follicule, n'ont pas d'équivalent dans la fleur infèrovariée. Si la logique dans la conception unitaire de THOMPSON amène cet auteur à poser une équivalence entre *placentas* de l'ovaire infère et phylloclades, ce qui est vrai en un sens, puisqu'il s'agit, dans l'un et l'autre cas, d'émergences au premier

Source : MNHN, Paris

degré, il n'en reste pas moins que ce sont alors les placentas du phylloclade qui n'ont plus d'équivalents. On peut cependant sauvegarder les équivalences classiques si l'on ajoute à la notion d'émergence, celle d'*immergence* dans le cas des ovaires infères. L'émergence phyllocladienne aurait sa réplique dans l'immergence : *axe* dans les deux cas, mais *informé* suivant deux modalités différentes de la croissance torale. Il n'y a pas de dualisme à proprement parler. Le temps est venu de clore les discussions sur ce qui est axe et ce qui est feuille, dit THOMPSON. A ses yeux, il n'y a qu'un problème, il est physiologique.

C'est à ce point qu'il nous faut tenter de préciser la conception générale que se fait THOMPSON de la plante comme un tout, dans l'ensemble de ses parties florale et végétative. Si le concept thompsonien du « carpelle » s'oppose à celui de la théorie classique la question se pose de savoir comment THOMPSON conçoit la transformation de l'axe végétatif qu'il postule d'autre part. Il y a là une pierre angulaire où se sont concentrées les critiques, notamment celles de PLANTEFOL.

THOMPSON, en effet, a trop négligé dans ses publications de considérer la pousse végétative. Il ne développe pas sa conception sur les rapports de la feuille et de l'émergence florale. Cette insuffisance laisse le champ libre à des interprétations dans un domaine où les opinions les plus contradictoires ont été formulées. Insuffisance ? confusion ? contradiction ?

GRÉGOIRE écrit à ce sujet : « Il resterait à se demander quelle valeur THOMPSON attribue aux protubérances primitives, et s'il les considère comme étant de nature foliaire ou comme des formations *sui generis*. Bien que l'auteur compare du point de vue physiologique la formation de ces protubérances à la formation des feuilles son opinion sur la valeur morphologique des carpelles n'est pas claire ».

ARNAL (1945) se pose pareillement la question des homologies chez THOMPSON. « L'auteur, note ARNAL, ne discute pas explicitement les homologies possibles entre fleurs et tiges feuillées, mais il semble bien que sa conception du primordium floral comme un massif sporogène distingue complètement celui-ci d'une tige végétative : par suite, les mamelons qui se forment sur ce massif sporogène, ne peuvent avoir aucune homologie avec ceux qui se forment sur un sommet végétatif pour donner des feuilles ; l'auteur montre cependant que leur phyllotaxie est analogue à celle des feuilles végétatives ».

PLANTEFOL (1948) tranche plus décidément la question : « émergences ? feuilles ? On objectera que l'opposition n'est peut-être pas très grave. Mais si » et PLANTEFOL de présenter les raisons suivantes :

1) THOMPSON rejette toute théorie relevant du phytonisme : pour lui il n'y a pas *détèrmination préalable* des ébauches. Elles sont toutes

Source : MNHN, Paris

équivalentes. Ce sont les conditions physiologiques qui déterminent la croissance laquelle à son tour impose telle ou telle forme suivant la plante ;

2) l'ovaire, notamment l'ovaire infère, n'est pas constitué par des feuilles. Il n'y a pas de feuilles carpellaires. PLANTEFOL rappelle que, pour THOMPSON, la gousse a une origine terminale, c'est une prolifération de l'axe (phylloclade). Le réceptacle conique d'un *Acacia* peut se ramifier en phylloclades. Le follicule a tout autre origine, il provient d'émergences de l'axe : plusieurs émergences apparues indépendamment vers le centre de la fleur fusionnent en un follicule (du fait d'une croissance torale à ce niveau).

Donc, pour PLANTEFOL, l'opposition est absolue entre émergences et feuilles. Mais il constate aussi que « dans l'œuvre de THOMPSON : la loi de distribution sur le réceptacle des pièces florales qui ne sont pas des feuilles est la même que celle des feuilles sur la tige » et il ajoute « On est tout étonné de voir que ces pièces florales, dont il (THOMPSON) a montré qu'elles ne sont pas des feuilles, sont soumises essentiellement aux mêmes règles de disposition que les feuilles, et qu'il fait un effort considérable pour retrouver à leur propos une disposition de type foliaire. *Spirale génératrice* et *divergence* sont à ses yeux les deux principes d'organisation des pièces florales ».

Ainsi donc devant le problème des homologies entre émergences et feuilles végétatives les auteurs hésitent (ARNAL, GRÉGOIRE) ou prononcent l'irréductibilité (PLANTEFOL). L'expérience montre donc qu'un nouveau problème, mais d'interprétation de THOMPSON celui-là a été soulevé. Et il est primordial.

Nous pensons, quant à nous, que c'est autrement qu'on ne l'a fait jusqu'à présent qu'il faut comprendre la position de THOMPSON. Il nous faut ici rappeler les faits suivants :

1) pour THOMPSON l'axe sporogène provient de la transformation de l'axe végétatif ;

2) bractées, bractéoles et sépales sont pour lui des émergences de la base stérile de l'axe sporogène, mais aussi, et à la fois, des feuilles transitionnelles (transitional foliage), constructions du type de la feuille végétative ;

3) enfin, il admet, à la fois comme fait et comme principe, que les émergences florales obéissent aux lois phyllotaxiques.

Dans ces conditions que les ébauches ne soient aucunement prédéterminées ne prouve en rien qu'elles ne soient pas homologables à des feuilles, mais simplement qu'elles ne le sont pas à des feuilles prédéterminées, selon la théorie classique. Quant à l'ovaire, infère ou supère, peu importe, ici, qu'il ne soit pas constitué par des feuilles ; car l'existence même des émergences stylaires qui sont un fait observé par THOMPSON, repose le problème qui n'est ainsi que reculé. Ce sont d'ailleurs les émergences initiales qui sont en cause, et non l'ovaire dont l'indépendance relative a été bien marquée par THOMPSON lui-

Source : MNHN, Paris

même. L'ovaire infère n'est pas une émergence de l'axe, mais l'axe lui-même. L'ovaire supère ne devient émergence que secondairement, à la suite d'une croissance torale. Mais les émergences, stylaires ou autres, ne sont pas des feuilles au sens classique du terme. Et en ce sens PLANTEFOL a raison. Le problème dès lors se pose ainsi :

De deux choses l'une : ou bien THOMPSON accepte, telle quelle, la pousse feuillée classique et il y a contradiction évidente dans son œuvre et justification des critiques précédentes ; ou bien il considère la feuille végétative comme une émergence, identique, en tant qu'émergence, à l'émergence florale, et dès lors nous ne voyons plus aucune dysharmonie dans sa pensée. Il n'y a guère de doute, dans notre esprit, que la deuxième supposition soit la bonne.

C'est toujours une dérivation de la croissance qui, d'après THOMPSON, donne naissance à une émergence. Autant qu'on puisse en juger par ce qu'il semble avoir dit, la feuille végétative est une émergence de nature axiale dont la genèse est en rapport avec le caractère limité de sa croissance apicale (1). Pour la pousse végétative comme pour la pousse florale, semble-t-il, ce sont les processus de croissance (la physiologie qui les détermine) qu'il faut connaître pour comprendre la fleur ou la pousse végétative. Nous croyons pouvoir affirmer, sans les trahir, que les vues de THOMPSON récusent également les positions classiques quant à la pousse végétative et quant à la fleur : émergences florales et émergences végétatives sont homologues.

Mais alors pourquoi accepte-t-il les données classiques de la phyllotaxie ? C'est qu'il n'y a pas de liaison nécessaire entre la nature et l'origine des feuilles d'une part, leur distribution d'autre part. Que la théorie soit caulinaire ou foliaire, la distribution reste la même. THOMPSON constate qu'au niveau de la fleur les lois phyllotaxiques restent souvent applicables. Ces lois, *en tant qu'exprimant la construction de l'axe,* il les recherche même au niveau des ovules qui sont, pour lui, des émergences comparables aux anthères, aux sépales ou aux feuilles. Il ne nous appartient pas, ici, d'entrer dans le détail de cette partie des recherches de THOMPSON concernant la distribution. Disons simplement que certains faits posent des difficultés. Ce sont d'abord des difficultés rencontrées déjà par la théorie classique et dont PLANTEFOL a fait un exposé d'ensemble, ce sont en outre des difficultés propres à la fleur. Pourquoi les émergences staminales peuvent-elles se former en succession basipète ou plus exactement centrifuge. Pourquoi les placentas qui résultent d'une extension du mégasporange sont-ils disposés sous les composants stylaires ? Pourquoi le tégument externe se forme-t-il après le tégument interne placé nécessairement plus haut ? Dans tous ces cas les lois phyllotaxiques sont, bien entendu, en échec. On voit ainsi que la transformation en axe floral de l'axe végétatif comporte d'importants effets sur la distribution des émergences.

(1) THOMPSON a écrit textuellement (1934, p. 6) : « In so much as leaf-formation is emergence of a vegetative axis of limited apical growth, so also is the creation of floral organs emergence of a floral axis of limited apical growth ».

Source : MNHN, Paris

§ 3. — Théorie acarpique de V. Grégoire.

Arguant d'une communauté de vues quant à la nature du « carpelle » et d'une même prédilection pour la Morphogénétique, le classificateur des théories de la fleur qui ferait voisiner de trop près Thompson et Grégoire commettrait une erreur. Si l'un et l'autre se rencontrent pour rejeter la théorie classique, singulièrement la notion de *carpelle foliaire* — c'est en cela qu'ils sont tenus pour protagonistes de l'*acarpie* — et utiliser systématiquement, avec une égale maîtrise, la méthode ontogénétique, ils n'en suivent pas moins des voies absolument divergentes.

Le carpelle de Grégoire n'est pas celui de Thompson. Quant à l'Ontogénétique c'est un champ d'action immense où s'exercent les disciplines les plus variées : Organogénétique, Histogénétique, Cytologie, Anatomie... L'Histogénétique triomphe avec Grégoire sans que la moindre considération soit accordée aux lois de distribution des « organes ». Plantefol a fait justement remarquer que le mot même de Phyllotaxie ne semble pas avoir été prononcé une seule fois par Grégoire dans son mémoire de 1938. Chez Thompson, par contre, celle-ci devient l'outil principal dans l'étude du végétal en construction, l'histogenèse ne recevant qu'une minime attention. Thompson s'exprime par diagrammes, Grégoire par photomicrographies de tissus. La différenciation des tissus vasculaires occupe chez ce dernier une place de choix alors que Thompson n'y voit qu'un fait secondaire (1). Thompson compte beaucoup avec la physiologie, Grégoire peu. Mais la différence fondamentale réside dans la conception profonde que ces auteurs se font de la fleur.

Grégoire nous apparaît comme un révolutionnaire total, coupant définitivement les ponts derrière lui. Son œuvre sur la morphologie de la fleur commence en 1931 et se termine brusquement, avant qu'elle ait été conduite à son terme, par la mort de son auteur en 1938. Quelque partielle qu'elle soit dans son développement les chapitres publiés l'expriment suffisamment pour former un corps de pensée parfaitement arrêté. Le carpelle y est traité à fond, et la fleur, et même l'inflorescence y font l'objet d'une conception déjà solidement esquissée. La clé de voûte de tout l'édifice tient en une seule notion, celle d'*autonomie morphologique de l'appareil floral* (fleur et inflorescence). Grégoire n'admet aucune communauté, aucun rapport, ni dans l'origine onto- ou phylogénétique, ni dans la nature, ni dans le type de construction ou de fonctionnement entre pousse feuillée et appareil floral. Ce sont deux domaines morphologiques étrangers l'un à l'autre. Ainsi donc, unitaire au niveau de la fleur considérée dans ses parties, et en cela rejoignant celle de Thompson, la conception de Grégoire

(1) « Vasculation is secondary to the definition of the carpels, as it is to all other floral organs ».

Source : MNHN, Paris

postule aussitôt, et en toute clarté, un autre dualisme fondamental, lequel interdit à jamais toute possibilité de raccord avec la conception classique. Au point même où THOMPSON a pu laisser régner quelque confusion donnant prise à hésitation et à interprétation du lecteur, GRÉGOIRE tranche catégoriquement dans le sens que l'on sait : irréductibilité absolue des deux domaines. Pour GRÉGOIRE, le concept classique de la pousse feuillée n'est à aucun moment mis en doute. Mais comme on ne peut pas construire une image intelligible de la fleur avec les données classiques sur la pousse végétative cet auteur est amené à décréter le caractère *sui generis* de la fleur.

Pour faire admettre sa thèse GRÉGOIRE devait nous fournir la preuve que : 1) sommets floral et inflorescentiel sont autonomes par rapport au sommet végétatif ; 2) ils ne proviennent pas de la transformation de celui-ci. Nous ne distinguerons pas ici entre ces deux idées étroitement intriquées.

On pouvait penser que, sur certains aspects de cette question, le plaidoyer de GRÉGOIRE convaincrait assez aisément. Il a en effet mis à notre disposition une masse énorme de documents et souligné les différences marquées qui s'observent entre apex floraux et apex végétatifs. Comment d'ailleurs pouvoir envisager qu'un sommet construisant la fleur ne fût pas d'une nature autre que celle du sommet édifiant la pousse feuillée ? « La tendance constitutionnelle du cône végétatif, écrit GRÉGOIRE, son orientation morphologique, est de faire grandir, théoriquement sans limite, un axe dont il est la partie extrême méristématique, tandis que la tendance constitutionnelle du réceptacle floral, son orientation morphologique est de créer, à la surface d'un support parenchymateux, une nappe méristématique, destinée exclusivement à former des organes floraux ». Rien de bien sérieux ne peut être objecté à cet énoncé qui rend parfaitement compte des faits. Mais GRÉGOIRE va plus loin. Il ajoute aussitôt, sans qu'on voie clairement ce qui l'y autorise : « Ces deux tendances et ces deux orientations sont *radicalement exclusives l'une de l'autre* ; elles définissent — dans le sens de la typologie — deux *types irréductibles* » (p. 333).

GRÉGOIRE ne peut concevoir que deux états aussi distincts par leur nature et leur fonctionnement que l'apex végétatif et l'apex floral puissent être reliés dans le temps par une transformation. Son incapacité à concevoir une quelconque transformation de ce genre est bien mise en évidence quand il dit :

« Pour la théorie classique le réceptacle est un cône végétatif et il doit en être ainsi si les organes floraux sont des feuilles modifiées ».

Le vice de raisonnement est apparent : si les feuilles sont modifiées il est assez naturel que le cône végétatif soit, lui aussi, modifié. Et la modification peut être profonde ! Il est certain que réceptacle floral et cône végétatif ont des orientations morphologiques très différentes, contraires et exclusives même, si l'on veut. Irréductibles aussi, *dans une certaine mesure*. Mais en quoi ces faits justifient-ils le rejet de la transformation des apex ? Nous entendons *transformation*

Source : MNHN, Paris

qualitative avec *enrichissement de contenu :* ce qui est, selon nous, la loi même du développement.

« Quand nous disons, écrit GRÉGOIRE, que le cône végétatif est fait pour produire un axe, nous prenons ce dernier dans son sens plein, pour signifier un *membre axile*... Au contraire, le sommet floral n'est pas fait pour produire en dessous de lui une structure définitive ; il n'est aucunement l'origine d'un *membre* du corps végétal ; il est, purement et simplement, producteur et porteur d'organes floraux... ».

Mais ce sont, là encore, des assertions peu convaincantes en ce qui concerne la preuve à faire. Dans certaines plantes l'axe reste réduit à l'extrême et le cône tend beaucoup plus à édifier des feuilles. Les formations végétatives sont loin d'être toujours des structures définitives : que penser, par exemple, des *brindilles*, *lambourdes* et autres petites pousses caduques. L'élagage naturel des arbres pourrait-il se faire si les parties végétatives étaient toujours des « structures définitives » ? De plus, le méristème inflorescentiel construit parfois de très longs rachis inflorescentiels.

Le mérite immense de GRÉGOIRE subsiste cependant : celui d'avoir montré qu'il existe, en effet, chez les végétaux deux types d'apex, l'un floral, l'autre végétatif. Sur ce point la démonstration de GRÉGOIRE reste fondamentale. De son œuvre se dégage cette grande notion, déjà amplement développée par THOMPSON, de l'*unité typologique des réceptacles* si divers qu'ils paraissent : le cône végétatif est un méristème de croissance, le sommet floral un *manchon*, un *manteau* ou encore une *nappe méristématique* destinée à fournir les organes floraux. Dans un sommet végétatif le parenchyme médullaire est toujours séparé de la *tunica* par un *corpus* ou « massif pléromatique », lequel dérive d'initiales situées axialement, au contact de la tunica, mais ne dérivant pas de celle-ci. C'est ce corpus qui représente le foyer de croissance, la tunica avec ses cloisonnements anticlines, au moins dans sa partie axiale, ne fait que s'étendre au fur et à mesure de la croissance. La formation d'un primordium foliaire exige qu'au préalable apparaisse un *soubassement*, méristème profond « qui dépasse en profondeur les quelques assises superficielles ». Et les primordiums foliaires occupent de ce fait une *position latérale* : il n'y a pas de feuilles terminales. Le fonctionnement du sommet floral n'a qu'une fin : accroître le manchon méristématique. Les cloisonnements vers l'intérieur n'ont pour rôle que d'augmenter le support parenchymateux (*porte-méristème floral*).

Quel que soit le degré de différence qui oppose les deux types d'apex il est maintenant démontré, — on le verra dans les pages suivantes — que s'il existe une « autonomie » de l'apex inflorescentiel ou floral elle est acquise et non originelle. Mais existe-t-elle toujours aussi rigidement que le croyait GRÉGOIRE ?

Comment expliquer de son point de vue cette « précurrence sexuelle » invoquée par LIGNIER (1894) et définie par lui « phénomène par lequel certains organes soit porteurs de la glande sexuée, soit voisins de celle-ci et formés antérieurement à elle, sont peu à peu englo-

Source : MNHN, Paris

bés dans l'appareil sexuel à mesure que celui-ci se complique ». Un excellent exemple en a été cité par A. Chevalier (1902) chez les Myricaeées. Dans les genres *Gale* et *Comptonia* les chatons sont groupés le long de rameaux courts qui cessent de s'accroître pour mourir á la chute du pollen ou des graines. Chez certains *Myrica* monoïques les feuilles des rameaux fertiles sont ordinairement de taille plus petite et de forme particulière. On connaît le cas classique de *Hedera Helix* qui présente des pousses végétatives à feuilles lobées, des pousses floríféres á feuilles entiéres. Chez *Linaria* M^me^ M. Champagnat a décrit deux types de pousses comparables. La métamorphose des feuilles suivant un gradient, au fur et á mesure que l'on s'élève sur la tige d'une Hellébore ; celle des cataphylles basales d'un chaton de *Salix* et bien d'autres, sont autant de faíts qui semblent assez íncompatibles avec une ségrégation trop stricte d'un domaine morphologíque de la sexualité. On a montré expérimentalement (Chouard) sur *Nigella damascena* que l'involucre bractéaíre, normalement cyclique, pouvait se disposer en spirale comme les feuilles. La nature foliaire de telles bractées n'est guére niable. Si les bractées sont des feuilles modifiées il faut bien admettre que le cône végétatif qui les a produites a dû se modifier pour donner la fleur. On sait, pour avoir fait de nombreuses recherches morphogénétiques sur le développement de la fleur, que ce n'est pas au delà des bractées un méristème latéral qui se développe á partir du cône végétatif, mais celui-ci quí se transforme. L'œuvre même de Grégoire quí aecepte calice et involucre dans le domaine floral vient á l'appui de cette vue (laquelle se retourne eontre lui).

Ajoutons enfin que beaucoup d'auteurs ne voient aucune différence essentielle entre apex floral et végétatif. Kasapligil dans son étude sur les Lauracées (1951) donne un même schéma pour représenter l'un et l'autre. Les conclusions de Mc Coy (1940) sur *Frazera*, Miller et Wetmore (1946) sur *Phlox*, Boke (1947) sur *Vinca*... s'inscrívent dans le même sens.

Sur la question de l'origine des apex il ne suffisait pas de nier la transformation, Grégoire nous devait des préeisions. De l'avis unanime l'échec de cet auteur a été, sur ce point, total. Grégoire postule qu'originellement l'apex inflorescentiel ou floral est une formation originale. L'inflorescence naît *sur le flanc* du cône végétatif, eomme une *excroissance latérale*, toute différente dés le début des prímordiums foliaires ou gemmaíres. De même, chez les fleurs terminales, eomme celle de la tulipe « nous osons émettre l'opinion, écrit Grégoire, quc des études histologiques montreraient le sommet floral naissant sur le flanc du cône végétatif qui a produit les feuilles ». Grégoire reconnaît que la nature des sommets végétatif et floral ne tient pas à une différence constitutionnelle des cellules, mais à la disposition du tissu méristématique et au fonctionnement qui s'y trouve lié. Le faít de la ségrégation précoce n'en est pas moins posé sans

Source . MNHN, Paris

qu'aucune preuve soit apportée. Au demeurant le processus de cette ségrégation n'est nullement envisagé. Devant la question si embarrassante des proliférations frondipares GRÉGOIRE admet, là encore, la production de *bourgeons adventifs,* la production de cônes végétatifs. Un méristème quelconque peut donner origine à un bourgeon adventif.

Les réponses données par GRÉGOIRE aux problèmes posés par la fleur terminale ou par les proliférations frondipares sont une condamnation, sans appel, de sa thèse.

Source : MNHN, Paris

§ 4. — La transformation de l'apex végétatif en apex floral ou inflorescentiel.

Les considérations précédemment rapportées, le long examen des théories acarpiques nous acheminent rapidement vers une clarification considérable du problème de la fleur. Reste la question de la transformation ou de l'origine des apex. Problème-clé où achoppent ces théories : obscurité ou insuffisance chez THOMPSON, affirmations non démontrées chez GRÉGOIRE, controverses entre tous les auteurs. Le moment est donc venu de considérer d'un peu près nos connaissances actuelles sur l'ontogenèse des apex. Il n'est plus possible, depuis THOMPSON et GRÉGOIRE, le premier plus organogénétiste, le second plus histogénétiste de ne pas accorder dans le cercle des préoccupations qui sont présentement nôtres, le primat à la connaissance de l'ontogenèse. C'est à dégager les points acquis et à marquer les orientations de la pensée que nous nous efforcerons dans les pages qui suivent, sans aucunement prétendre à une exhaustivité quelconque. Nous ne visons pas à une mise au point, mais à l'exposé sommaire des résultats essentiels, faits ou perspectives (1).

Deux étapes ont caractérisé la marche des travaux modernes d'Histogénétique avec d'une part le concept du tunica-corpus et, d'autre part, la notion des zonations.

1) *Le concept du tunica-corpus.*

Proposés par SCHMIDT (1924) les termes de *tunica* et de *corpus* ont joui d'une grande faveur auprès des botanistes ayant à décrire les apex. Et il y a tout lieu de croire que leur carrière n'est pas encore épuisée. D'excellents exposés ont été faits sur ce thème, notamment par FOSTER (1939 ; 1941). Sous cet angle l'apex est conçu comme formé : 1) d'une masse méristématique, le *corpus* caractérisé fondamentalement par des divisions cellulaires anticlines, périclines et obliques ; 2) d'une couche superficielle, la *tunica*, uni- ou plurisériée, le plus souvent bisériée chez les Dicotylédones, et caractérisée, au moins dans sa partie axiale, par des cloisonnements anticlines. Le corpus et la tunica assurent respectivement l'accroissement en volume et en surface. Récemment les auteurs ont montré qu'une variation considérable, saisonnière ou autre, intervient pour réduire ou augmenter le nombre des couches de la tunica. La limite elle-même entre tunica et corpus n'étant pas rigidement tranchée, l'utilisation de ces termes exige beaucoup de souplesse.

(1) Pour un historique complet cf. l'exposé de R. BUVAT, *Ann. Sc. Nat.*, 1952.

Source : MNHN, Paris

2) *Le concept de zonation.*

Les investigations de KORODY (1937) sur *Abies*, *Picea* et *Pinus*, celles de FOSTER (1938-1943), de JOHNSON (1939-1945), de CROSS (1939-1943), de GIFFORD (1943), ont montré que les apex des Gymnospermes manifestent une zonation parfaitement nette. PHILIPSON (1947) rapporte que des observations du même ordre ont été faites chez les Angiospermes depuis un certain temps mais sans qu'une valeur significative leur ait été accordée, notamment par CROSS (1936) chez *Morus* et chez *Viburnum*, CROSS et JOHNSON (1941) chez *Vinca*, LANGDON (1931) chez *Carya*, REEVE (1942) chez *Garrya*, ESAU (1942) chez *Linum*, BOKE (1940) a décrit une zone de cellules-mères centrales chez *Acacia*. BOKE (1941 ; 1944) et BALL (1941) travaillant respectivement sur les Cactacées et sur les Palmiers distinguent dans le corpus une région centrale qui donne naissance à une zone périphérique et à un « ribmeristem ». En 1945, FOSTER décrit dans le corpus de *Carya* une zone de cellules initiales, une région périphérique et une région centrale de files de cellules.

Trois auteurs ont reconnu la manifestation générale d'une zonation dans les méristèmes apicaux des angiospermes : MAJUMDAR (1942), HSÜ (1944) et PHILIPSON (1946).

MAJUMDAR pose que le méristème comprend un groupe de cellules initiales centrales à l'extrémité du cône apical, un méristème de flanc sur les côtés du cône. La région centrale est formée d'un méristème qui semble moins actif que le méristème de flanc : celui-ci est phyllogène, celui-là assure l'auto-reproduction. MITRA (1945) confirme sur *Polygonum* cette zonation. Le botaniste chinois HSÜ (1944) développe les mêmes vues et étudie spécialement *Sinocalamus*. Ainsi avec MAJUMDAR (1942-1945), MITRA (1945) et HSÜ (1944) le concept de zonation est développé et généralisé dans son application aux Angiospermes et aux Gymnospermes. Il y a une *zone centrale* du corpus entourée d'une *zone périphérique* plus méristématique, et plus active.

Il appartenait à PHILIPSON (1946, 1947, 1949) de donner à cette nouvelle orientation des recherches une impulsion puissante. Il a notamment, dès 1947, montré d'après ses études sur *Bellis*, *Succisa*, *Sambucus*, confirmées sur un certain nombre d'autres plantes, comment se déroulait le processus de transformation de l'apex végétatif en apex floral ou inflorescentiel. Mais il nous faut ici rappeler la position de GRÉGOIRE : deux régions irréductibles, autonomes, l'une reproductive, l'autre végétative. Deux apex correspondants : l'apex végétatif, constitué d'une *tunica* recouvrant un corpus ou massif pléromatique d'HANSTEIN, dont la fonction est de produire du tissu vers le bas. Le méristème du corpus provient du fonctionnement d'un massif initial qui lui est propre et qui se trouve au contact de la tunica. Celle-ci ne fournit aucun élément au massif pléromatique qui est le véritable foyer de croissance, et qui comme tel, est indispensable. La différencia-

Source : MNHN, Paris

tion basale du corpus va de pair avec la multiplication méristématique. GRÉGOIRE cite l'exemple de *Liriodendron* dont il donne des photomicrographies (1).

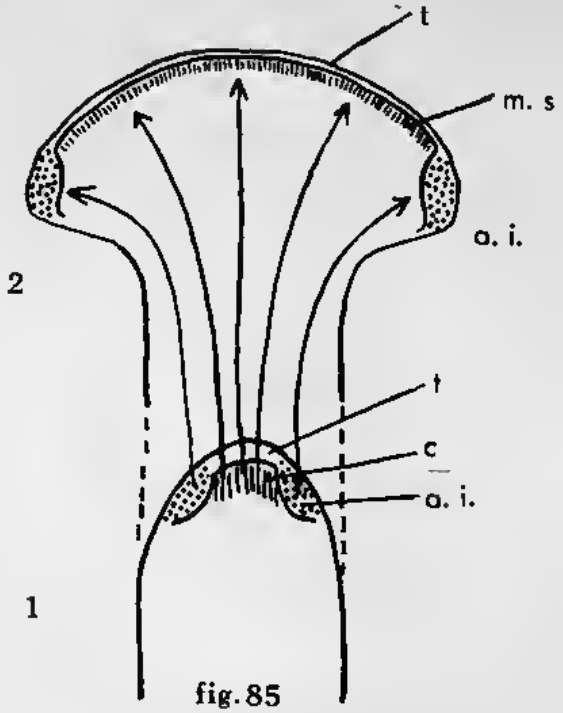


fig. 85

FIG. 85. — Schéma montrant le passage du point végétatif (en 1) au sommet floral (en 2). Evolution des méristèmes et formation du réceptacle. t, tunica ; c, corpus ; a. i., anneau initial ; m.s., méristème superficiel (d'après PLANTEFOL).

Dans l'apex floral il n'y a pas de massif pléromatique : constitutionnellement il est inapte à construire des feuilles et à assurer la croissance : il n'y a qu'un manchon méristématique sur un socle parenchymateux.

Avec PHILIPSON, les choses vont être tout autrement présentées : il n'y a plus de distinction essentielle entre apex végétatif et reproductif. La transformation de l'un en l'autre y est postulée et étudiée. WARMING (1872, 1876) avait déjà noté quelques aspects de la transformation du cône végétatif en sommet capitulaire chez *Bellis* : le mé-

(1) Sa figure 53 montre, comme il le dit, un massif méristématique convexe vers la moelle. Mais elle montre nettement aussi, un caractère dont il ne dit mot ; une région sommitale à cellules plus grandes, moins intensément colorées, et qui s'étend à la fois *sur la tunica et sur le corpus :* c'est l'« initiation zone » en forme de coupe mise en évidence par MILLINGTON et GUNCKEL (1950). Cette photo montre clairement que la tunica n'est pas seulement la couverture dont parle GRÉGOIRE car elle n'est pas homogène. Elle fait partie du massif initial. La distinction établie par GRÉGOIRE sur une base rigide entre tunica et corpus n'est pas valable. Il cite les conifères dépourvus de tunica, étudiés par KORODY (1937) mais n'y voit pas de similarité avec *Liriodendron*.

Source : MNHN, Paris

ristème s'étalant en forme bombée et devenant mince par disparition du massif pléromatique, lequel fait place à un parenchyme en files longitudinales. Mais PHILIPSON (1946) montre les détails du processus par étude histo-cytologique. Il constate que le réceptacle capitulaire

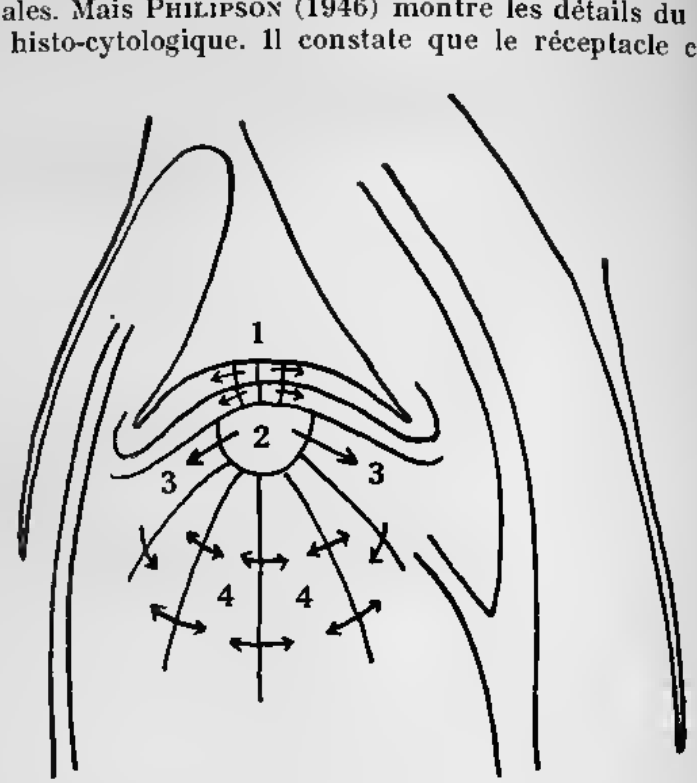


fig. 86

FIG. 86. — Schéma d'un apex végétatif chez *Umbellularia californica* en période d'activité. 1, tunica bisériée avec les initiales axiales ; 2, initiales du corpus : 3, zone périphérique ; 4, « rib meristem » (d'après KASAPLIGIL, 1951).

devient convexe par suite d'une croissance cellulaire accélérée. LAWALRÉE a confirmé que dans les premiers stades du sommet inflorescentiel le nombre des cellules n'est pas plus élevé que dans le cône végétatif.

De façon générale, pour PHILIPSON, un apex végétatif loin d'être homogène dans le corpus, montre la zonation suivante, superposée au corpus (fig. 87) :

1) une *zone centrale* de cellules, *relativement grandes*, et comparativement moins chromophiles ;

2) Une *zone périphérique* de cellules *plus petites*, se *colorant intensément* ;

3) un « *rib-meristem* » ou *méristème en files*. Mais PHILIPSON ne parle pas de l'extension de cette zonation à la tunica.

Source . MNHN, Paris

Zonation comparable donc à celle mise en évidence chez les Gymnospermes.

PHILIPSON a saisi une phase intermédiaire chez *Bellis* et surtout chez *Succisa* entre type végétatif et type inflorescentiel. Avec la cessation de la croissance en longueur le méristème en files disparaît, les cellules de la zone centrale deviennent petites.

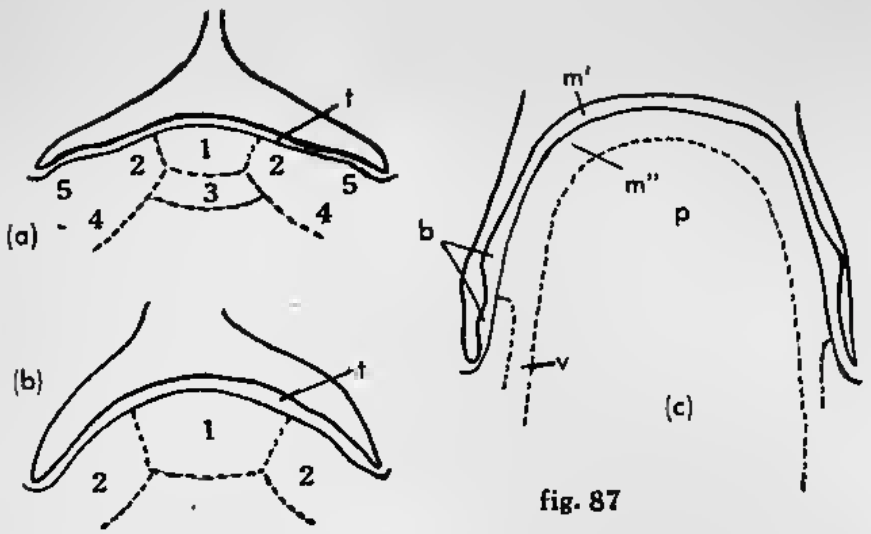


fig. 87

FIG. 87. — Transformation de l'apex végétatif (a) en apex inflorescentiel (b) et (c) chez *Succisa pratensis* Moench (d'après PHILIPSON, 1947). (a), au printemps au cours de la formation des feuilles : 1, zone centrale de grandes cellules ; 2, zone périphérique ; 3, « rib-meristem » ; 4, méristème provasculaire ; 5, primordiums foliaires ; t, tunica. (b) une des premières phases de la transformation en sommet inflorescentiel : 1, zone centrale de petites cellules ; 2, zone périphérique. Avec la cessation de la croissance, le « rib-méristem » a disparu. (c), stade ultérieur : b, primordiums bractéaires ; m', tunica ; m", corpus, correspondant aux zones centrale et périphérique des premières phases ; m' et m" forment ensemble le manteau méristématique ; p, plateau parenchymateux ; v, méristème provasculaire.

Après avoir produit quelques feuilles l'apex entre dans la phase reproductive : des bractées sont formées marquant la transition. La zone centrale quoique encore distincte de la zone périphérique montre des cellules plus petites, similaires à celles de la zone périphérique. Puis toute trace de zone disparaît du corpus qui s'étale sous forme de manteau. Mais corpus et tunica sont cependant conservés dans le manteau. LAWALRÉE dans son étude sur les Composées (1948) accepte les conclusions de PHILIPSON sur la transformation des apex. Transformation admise aussi par POPHAM et CHAN (1952).

Les auteurs en nombre de plus en plus grand reconnaissent des zones dans le point végétatif. ESAU (1942) sur *Linum*, BOKE (1941, 1944)

Source : MNHN, Paris

sur les Cactacées, Ball (1941, 1949) sur les Palmiers, sur *Lupinus* se rencontrent pour reconnaître la non-uniformité de l'ensemble tunica-corpus. On reconnaît notamment que la zone centrale se distingue par des cellules plus grandes, moins chromophiles, moins actives. Millington et Gunckel (1950), sur *Liriodendron*, reconnaissent une « initiation zone » en forme de coupe qui s'étend sur la tunica et sur le corpus, les cellules y sont plus grandes que dans le méristème de flanc, à cytoplasme plus vacuolisé, à noyau moins coloré et présentant souvent un épais dépôt de matériel intercellulaire. Les figures mitotiques y sont rares. Mais des divisions se manifestent périphériquement qui donnent naissance à la tunica périphérique, au méristème de flanc et au méristème médullaire en files. En période d'activité de la pousse les divisions sont abondantes dans le méristème de flanc dont les dérivés forment le tissu vasculaire et les soubassements foliaires. C'est l'anneau méristématique qui entoure complètement l'apex qui forme les feuilles avec leurs stipules.

Dans son étude sur les Lauracées (1951) Kasapligil observe une zonation du type décrit précédemment aussi bien dans les apex floraux que dans les apex végétatifs (fig. 86). Mais la photographie qu'il invoque dans sa démonstration (planche 26) représente un apex d'inflorescence au moment de la production des écailles gemmaires : il n'est pas étonnant d'y voir encore une zone centrale. Pour Kasapligil la transformation est peu importante et l'ontogenèse des pièces florales relève essentiellement d'un même déterminisme que celui des pièces foliaires.

La conception de Plantefol quant à la fleur et à la transformation des apex s'éloigne sensiblement de celles précédemment décrites.

Elle rompt catégoriquement avec une vieille fidélité plus ou moins délibérée à l'idée des initiales apicales (axiales) de la pousse végétative. C'est dans cette rupture qu'il faut voir sans doute l'idée centrale de la nouvelle position, qui permet de rejeter l'impasse énigmatique où conduisaient les vues de Grégoire. On butait nécessairement, chez Grégoire, contre un état de fait : la coexistence de deux types irréductibles d'apex, et distincts originellement. Le point végétatif tel qu'il était conçu par Grégoire interdisait toute transformation. Philipson qui démontrera la transformation des apex devra se borner à constater la disparition dans la fleur des cellules apicales axiales.

Pour Plantefol la fleur est une pousse végétative jusqu'au niveau du périanthe inclusivement (sur ce point encore l'opposition est absolue avec Grégoire, mais, d'autre part, nous ne sommes pas encore éloignés de la pensée classique). Au-delà, ce sont les pièces sporogènes qui ne sont ni identiques, ni homologues aux feuilles. Etamines et carpelles sont des organes *sui-generis* (le courant acarpique est maintenant rejoint). Ayant rejeté la distinction des apex établie par Grégoire, Plantefol conçoit au contraire leur transformation suivant un mécanisme qui concilie l'admission des pièces périanthaires — dont il constate qu'elles prolongent les hélices foliaires — en tant que pièces de

Source : MNHN, Paris

nature foliaire et la postulation des organes sporogènes en tant que production *sui generis*. PLANTEFOL pose que les feuilles naissent à partir d'un méristème latéral de nature tunicale : *l'anneau initial*, lequel s'éteint au niveau du périanthe après avoir produit sépales et pétales (fig. 85). Différentes observations concernant l'apparition des sépales, des pétales et des calicules se voient ainsi intégrées dans une ingénieuse théorie. La transformation de l'apex végétatif en apex floral consistera : 1) en un épuisement au niveau du périanthe du méristème phyllogène ; 2) en un étalement réceptaculaire d'un méristème superficiel appartenant au corpus. Le corpus qui, pendant le stade végétatif n'avait qu'un rôle secondaire, celui de produire la moelle, se trouve libéré par l'évasement réceptaculaire et passe au premier plan : c'est alors le méristème sporogène. La tunica n'a plus qu'un rôle effacé à jouer, elle se réduit en épaisseur, devenant souvent uniassisiale.

PLANTEFOL écrit : « dans la fleur des Dicotylédones... le *méristème phyllogène* libère le *méristème sporogène* lors de la formation du réceptacle floral ; les sporanges se développent sans aucun rapport avec des pièces foliaires ; les carpelles eux-mêmes d'apparence foliaire, par suite de convergences sans doute, sont des émergences de nature axiale, comme le veulent GRÉGOIRE et THOMPSON ». Dans la transformation du cône végétatif en apex floral, PLANTEFOL ne voit qu'un nouvel agencement : « Le sommet même du cône végétatif était recouvert par une tunica formée d'un nombre de couches cellulaires variable d'une espèce à l'autre, souvent de 3 à 7. Avec la croissance du corpus la tunica s'étale et s'*amincit*. Elle ne constitue sans doute qu'une couche unique, sorte d'épiderme au-dessous duquel les *initiales du corpus* se trouvent étalées en un *méristème superficiel* mince étudié par GRÉGOIRE ».

A certains égards la conception de BROOKS (1940), fondée d'après ses recherches sur *Amygdalus*, ne diffère pas sensiblement de celle de PLANTEFOL ; BROOKS constate que la transformation s'opère par le fait que la tunica de 4 assises se réduit à 2, puis à 1 assise. L'apex s'élargit en dôme par l'activité du corpus. La tunica a produit les feuilles, le corpus donne les organes floraux qui n'ont donc rien de commun avec les feuilles.

Il est curieux de constater qu'une vue exactement opposée à été soutenue par ENGARD sur *Rubus* (1944). Pour ENGARD, le manteau méristématique de l'apex floral est entièrement constitué d'assises tunicales, lesquelles représentent le méristème sporogène, le corpus formant le socle parenchymateux. MILLER et WETMORE (1946) remarquent dans le même sens que l'apex floral chez *Phlox* se compose d'une tunica plus épaisse que dans l'apex végétatif.

Pour GRÉGOIRE il n'y avait plus ni tunica ni corpus dans le réceptacle, mais une nappe méristématique. PLANTEFOL, BROOKS et ENGARD maintiennent ces deux parties.

Source : MNHN, Paris

Ce qu'il nous faut noter c'est qu'un certain dualisme semble subsister dans la théorie de PLANTEFOL : d'une part, méristème du corpus sporogène, d'autre part, méristème phyllogène latéral, de nature tunicale. Dans son mémoire sur « l'ontogénie de la fleur » PLANTEFOL écrit (p. 171) :

« Si les feuilles des Angiospermes sont elles-mêmes des télomes ou fragments de télomes, la conclusion à laquelle je suis conduit, imposerait qu'il y ait des télomes de deux sortes différentes, tirant leur origine des deux séries de tissus méristématiques présents à l'extrémité de la tige végétative ».

En fait la séparation ainsi postulée se trouvera définie dans la mesure où les termes de tunica et de corpus seront eux-mêmes précisés. Nous pensons quant à nous qu'il est bon, au moins pour le moment, de ne leur donner qu'une valeur descriptive.

Quoi qu'il en soit ce que nous devons retenir ici c'est que PLANTEFOL s'inscrit dans le mouvement des auteurs que ne satisfont pas pleinement les notions de corpus et de tunica. Au-delà de cette structure PLANTEFOL voit une zonation concrétisée par un méristème central et un méristème latéral. C'est dans cette voie, ouverte par MAJUMDAR, HSÜ et PHILIPSON, que marche aussi BUVAT (1951-1953).

Ce dernier auteur présente de la transformation de l'apex au moment de la différenciation florale un intéressant schéma (fig. 88) BUVAT

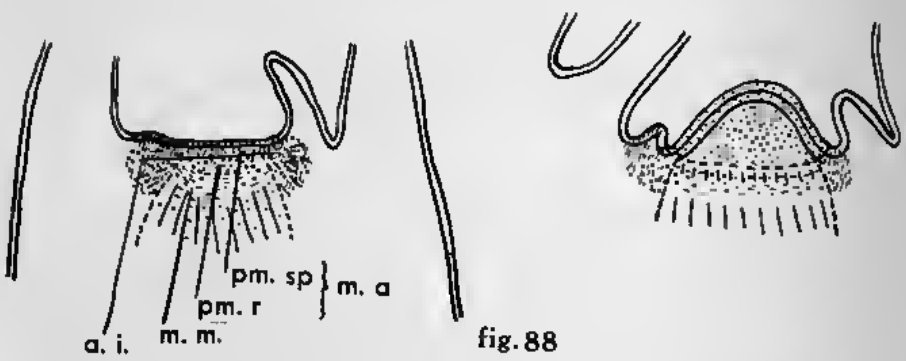


fig. 88

FIG. 88. — A gauche : schéma de l'organisation du point végétatif de *Myosurus minimus* L. A Droite : naissance de la fleur : activation du méristème d'attente et disparition de l'anneau initial (d'après R. BUVAT, 1951).

distingue dans le point végétatif de *Myosurus* un méristème d'attente (méristème primordial de REEVE, 1948 ; zone centrale des auteurs, notamment de MILLINGTON et de GUNCKEL) qui comprend une partie tunicale biassisiale et une partie sommitale du corpus. La couche tunicale sous-dermatogénique représente le proméristème sporogène, la région sommitale du corpus forme le proméristème réceptaculaire. La partie basale du corpus formant le méristème d'attente est entourée par l'*anneau initial*, principalement tunical. Voici le tableau des correspondances terminologiques d'après BUVAT :

Source : MNHN, Paris

Tunica	Anneau initial	Méristème d'attente
	Proméristème sporogène	
Corpus	Proméristème réceptaculaire	
	Méristème médullaire	

Le méristème sporogène pour Buvat, c'est la tunica, le corpus ne donnant plus que le réceptacle et la moelle. Certes Buvat pose que le méristème sporogène fait partie, avec le proméristème réceptaculaire, du méristème d'attente, lequel jouit d'une certaine individualité. Mais, et c'est là le point important, *il ne semble pas qu'il y ait de coupure nette entre le méristème de l'anneau initial et le proméristème sporogène.* Il est intéressant de noter que l'assise sous-dermatogénique que Buvat qualifie de sporogène est cette même assise que Schwarz (1927) nommait *phyllogène*. Et très souvent en effet, comme le fait remarquer Gifford (1951), l'initiation des feuilles chez les Dicotylédones se situe dans cette assise. Le corpus peut d'ailleurs participer à la construction foliaire, l'initiation se situant dans la troisième couche (laquelle peut appartenir au corpus). Il n'y a, on le sait, aucune limite fixe entre corpus et tunica, et les couches de celle-ci ne peuvent être considérées comme des histogènes.

La thèse de Buvat *permet de considérer que l'origine des organes sporogènes n'est pas fondamentalement différente de celle des feuilles végétatives.*

Sur ce point beaucoup d'auteurs se rencontrent — Newman (1936), Sprotte (1940), Kaussmann (1941) ; Reeve (1942, 1943), Philipson, Lawalrée, Kasapligil... — non pour toujours considérer que la tunica seule produit le primordium foliaire, sans aucune participation du corpus, mais pour admettre, sous une forme ou sous une autre, qu'il y a similarité essentielle dans l'origine. Satina et Blakeslee (1941 ; 1943) suggèrent cependant que chez *Datura* les étamines et les carpelles auraient une origine un peu différente de celle des feuilles : le corpus participerait davantage à leur construction. Différence d'ailleurs quantitative.

Est-ce à dire que les faits observés sur *Myosurus* quant à la part importante attribuée à la tunica dans la construction de l'anneau initial soient généralisables. Nous ne le pensons pas. Philipson montre, et ses photos semblent parfaitement significatives, que la *zone périphérique* fait partie du corpus au même titre que le méristème médullaire. Quand la tunica est mince le corpus participe à l'édification foliaire par sa région périphérique. C'est du moins l'avis de Cross et Johnson (1941). Rouffa et Gunckel (1951) étudiant un grand nombre d'espèces de Rosacées constatent que l'initiation foliaire peut se situer dans la troisième ou quatrième couche, et qu'il peut s'agir du corpus ou de la tunica. Gifford (1951) n'écarte pas non plus le rôle du corpus. Le méristème de flanc de Majumdar, la région périphérique de Philipson, l'anneau initial de Plantefol, caractérisés par leur grande activité méristématique au cours de la croissance de la pousse végé-

Source : MNHN, Paris

tative, assurent, sans qu'il soit bien facile d'établir une démarcation valable en termes de tunica et de corpus, l'édification foliaire d'une part, la croissance de la tige, solidairement avec le méristème médullaire, d'autre part. L'épaisseur attribuée par BUVAT à la partie tunicale au niveau du méristème périphérique est assez surprenante. La vérité, pensons-nous, c'est qu'au niveau de l'apex végétatif l'unité tige-feuille dont nous avons précédemment parlé se manifeste. Le soubassement foliaire n'est pas à attribuer plus à la tunica qu'au corpus. A ce niveau du point de vue fonctionnel il y a un méristème périphérique. Comme axialement, au sommet, il y a un « méristème primordial » intéressant tunica et corpus.

Quoi qu'il en soit, retenons que le schéma de BUVAT ne s'oppose pas à l'interprétation découlant des travaux de PHILIPSON au sujet de la transformation des apex : que l'on suive PHILIPSON ou BUVAT, dans les deux cas il est possible d'admettre une transformation qualitative des apex.

Cette interprétation des travaux de BUVAT en fonction de notre position personnelle ne doit pas prêter à confusion dans l'esprit du lecteur : nous prétendons seulement qu'ils n'offrent pas d'obstacle valable à notre façon de voir.

Nous devons préciser qu'ils ont été entrepris sur l'instigation du Pr PLANTEFOL et qu'ils se sont développés dans le sens qui, dès le début, a marqué cette école française de morphologistes. Le progrès de la recherche tel qu'il est exprimé dans le dernier mémoire de BUVAT (1952) (1) devait, ici, sous l'angle particulier qui est le nôtre, recevoir un accueil spécial ; mais nous devons préciser que sur l'essentiel l'accord est complet entre le Maître et le disciple. Nous devons aussi ajouter que dans la riche matière dont traite BUVAT seule une partie a été considérée ici.

---

(1) Une hésitation de BUVAT vaut, par exemple, d'être notée, quoiqu'en définitive il incline pour le caractère *sui generis* des pièces florales. La voici :

« L'homologation des pièces florales à des organes de type foliaire est peut-être impossible à prouver ou à infirmer... ».

Sur d'autres points il est d'ailleurs catégorique : la tige et le pédoncule floral sont des organes *sui generis*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI.

LE TYPE FLORAL JUGLANDACÉEN ET L'INTÉGRATION GÉNÉRALE DES FAITS. CONCLUSIONS.

> « Although the receptacle is a product of the ontogenetic development of the vegetative shoot apex, it is suggested that the end product of the ontogeny is sufficently dissimilar from the precursor to allow them (the flower head and the vegetative shoot apex) to be thought of as fundamentally dissimilar structures ».
>
> POPHAM et CHAN (1952).

Considérations générales.

Au cours des chapitres précédents deux notions nous ont paru fondamentales pour la compréhension morphologique de la floraison. Si l'acceptation de ces deux notions ne résout pas les problèmes profonds, lesquels relèvent nous le savons de la physiologie, elle en permet du moins une approche morphologique valable : ce sont des conditions préalables. Les voici :

I) *Il n'existe aucune différence essentielle entre la tige et la feuille.*

L'erreur classique a été de voir celles-ci comme des *essences* alors qu'en fait elles ne sont que deux parties d'une même réalité. Les théories acarpiques ont montré de même qu'il n'y avait pas, au niveau de la fleur, de différence en nature entre l'axe et les appendices. L'admission de cette notion unitaire de la pousse végétative ou florale permet de dépasser les chicanes qui, dans la recherche de l'hypothétique limite de ce qui est caulinaire ou foliaire, encombrent la littérature botanique. Le mérite majeur, à notre sens, des théories acarpiques aura été de mettre l'accent sur la notion d'unité de la pousse florale (THOMPSON, GRÉGOIRE, PLANTEFOL). L'erreur, par contre, des « dualistes » et qui confond en une même catégorie tenants de la stachyosporie et tenants

Source . MNHN, Paris

de la phyllosporic, a été précisément de croire à l'existence de deux substances dont se construit la fleur et qu'on doit toujours retrouver coûte que coûte en celle-ci.

Rayons, quant à nous, cette recherche de nos préoccupations.

2) *La fleur est une pousse végétative qualitativement transformée.*

Elle doit apparaître comme *le résultat d'un développement stadial* dont nous ne savons encore que très peu de choses, mais dont deux manifestations au moins sont très frappantes ; l'une, végétative, l'autre, florale. Tout ce champ de recherches relève de l'ontogénétique comparative et expérimentale.

Si le caractère original de la fleur est ici reconnu, aucune coupure définitive n'est pour autant établie entre la partie végétative et la partie florale. C'est là une vue qui ne sera pas unanimement admise. Notamment des théories acarpiques. Celles-ci, quand elles n'ont pas considéré comme fondamental le hiatus en cause, n'en sont pas moins restées dans un vague assez édifiant quant au processus qui permet le passage. C'est à la théorie classique qu'ici nous revenons, qui nous propose une transformation. Mais bien entendu nous mettons dans celle-ci un tout autre contenu : il s'agit, selon nous, d'une *transformation véritable,* non simplement mécaniste, non un simple réarrangement de pièces déjà connues qui seraient par exemple la feuille et la tige.

Toute l'œuvre de Grégoire, entre autres, démontre que pousse végétative et pousse florale sont de nature qualitativement différente. On a démontré d'autre part (Philipson, Buvat...) la réalité de la transformation de l'apex végétatif en apex reproducteur. N'est-ce pas là reconnaître la *transformation qualitative ?*

On peut ainsi reprendre l'énorme arsenal de faits accumulés au cours des controverses classiques sur la morphologie de la fleur, utiliser notamment les données de Grégoire sur l'ontogenèse et résoudre la contradiction établie par ce dernier entre apex végétatif et apex floral. Le domaine floral ne s'identifie pas au domaine végétatif, mais il ne coexiste pas non plus dans la plante avec celui-ci, il en *procède par développement.*

La métamorphose n'est qu'un symbole, un signe qui n'est acceptable qu'assorti des *deux conditions préalables* ci-dessus rappelées.

La recherche consistera à saisir les différents stades morphologiques de la transformation et à en découvrir le mécanisme, les facteurs physiologiques. On sait déjà que dans une pousse végétative la partie sommitale fonctionne au ralenti, les *méristèmes périphérique et médullaire* représentant la zone d'activité intense. Les processus physiologiques de la floraison en rapport avec les conditions du milieu extérieur entraînent un *transfert de l'activité dans le méristème sommital.* Des croissances intercalaires et hétérochrones interviennent, variables avec l'espèce concernée, pour édifier tel ou tel type floral singulier.

Source : MNHN, Paris

La recherche pourra aussi s'efforcer de retrouver les stades phylogénétiques de la fleur ou d'un caractère donné de la fleur : par exemple, quelles sont les formes (passées ou présentes) qui permettent de comprendre la déhiscence loculicide chez les Juglandacées ? Trouvera-t-on un jour des Juglandacées dépourvues de cloison primaire ?

La fleur angiospermienne.

Etant entendu qu'aucune différence *essentielle* ne sépare la tige de la feuille, la fleur peut être considérée comme une pousse végétative qualitativement transformée sous l'action de facteurs physiologiques.

Cette définition énonce une conception unitaire, dans l'espace (rapports tige-feuille) et dans le temps (rapports pousse végétative-pousse florale).

Elle conduit à rejeter notamment la notion de carpelle-sporophylle, et aussi celle de sporogenèse caulinaire. On n'a vu et on ne voit dans l'un et l'autre cas qu'un aspect des choses et on prétend chaque fois détenir la loi universelle.

Bien entendu la construction florale ne peut se faire qu'avec les *moyens du bord* lesquels, dans le détail, varient à l'infini suivant l'espèce, mais auront toujours dans un groupe donné un air de ressemblance. Aucune surprise n'est de mise devant l'aspect foliaire, ou caulinaire d'une pousse florale. Mais à côté de ces aspects familiers on pourra constater d'étranges phénomènes, une genèse basipète des étamines, l'initiation retardée d'un tégument externe, ou d'un arille, l'abscission d'un style, etc... Ne soyons pas surpris là non plus.

Le carpelle ne peut être le carpelle classique, la feuille modifiée de Eames ou celle de Hagerup : il fait partie d'un ensemble qui est l'ultime réalisation morphologique du développement (1). Terminal ou non, le carpelle appartient à une formation terminale. Les moyens dont dispose la plante pour le construire, sont inscrits dans son patrimoine héréditaire et déterminés, en quelque sorte, par les stades antérieurs floraux et végétatifs (phyllotaxie) : l'édification de l'ovaire, chez *Juglans* par exemple, est engagée dès l'initiation des premières émergences carpellaires, dans une direction définie : il y a un rapport constant entre l'orientation de la cloison primaire et le plan médian des ébauches carpellaires. Etant donné l'homogénéité, l'unité de nature entre l'ébauche carpellaire et le tissu sous-jacent, il est normal que le sinus loculaire se forme dans la même orientation quel que soit le niveau où il se situe, émergence ou tissu sous-jacent. Si les carpelles sont médians (*Juglans*) la cloison est transverse, s'ils sont transverses (*Pterocarya*) la cloison est médiane (2). D'où l'aspect foliaire de tout

(1) Le développement — de caractère limité à l'échelle individuelle — impliquerait un gradient physio-morphologique dans l'espace et dans le temps, gradient incompatible, semble-t-il, avec la formation de feuilles semblables entre elles, laquelle résulterait d'une croissance indéfinie.

(2) Les exceptions recevront une explication plus loin.

Source : MNHN, Paris

le carpelte, aspect qui a fait dire que cette structure représentait une feuille repliée sur etle-même suivant la cloison (1).

Le caractère caulinaire n'en est pas moins frappant et peut être mis en évidence par la considération des deux points suivants : l'existence d'un méristème médutlaire participant à l'édification subterminale de l'ovairc d'une part ; le fait que méristème apical de la pousse florale et méristème sporogène sont une seule et même chose, d'autre part.

Après avoir envisagé ces deux points nous consacrerons un développement à la question des croissances différentielles qui nous semble fondamentate dans la genèse florale.

Le méristème médullaire et son rôle dans la construction de la fleur ♀ et du fruit des Juglandacées.

Prenons *Juglans*. Ontogénétiquement on peut distinguer une première phase dans la construction de la fleur ♀ : le mamelon ovulaire repose dans le fond de la cavité ovarienne. Il n'y a aucune cloison.

Dans une deuxième phase, deux sinus se marquent, visibles en section transversale comme une fente en forme de *cercle interrompu en deux régions dans le plan transverse* (pl. IV, fig. 10). Le tissu qui deviendra la cloison et qui pour le moment constitue *le socle du méristème sporogène* n'a rien d'une cloison : c'est une région de la « tige », et d'un grand volume relatif.

Qui plus est cette région est le siège d'un méristème fonctionnant de façon tout à fait comparable au méristème médullaire de la pousse végétative. C'est le méristème médullaire de la pousse florale qui édifie le *socle* ovulaire ou *cloison*. Dans la noix de taille adulte l'insertion de la graine sur la cloison se situe à mi-distance environ entre la base et le sommet de la loge : l'allongement dû, au moins partiellement si l'on tient compte du grandissement cellulaire, au méristème médutlaire est donc considérable. Les tissus qui résultent de son fonctionnement présentent des caractères particuliers bien connus : les celtutes constituent des files (*rib-meristem*) ; les cloisons sont remarquablement horizontales [perpendiculaires à l'axe (pl. XXIX, *Alfaroa*)].

Hagerup dans sa belle étude de *Corylus* a mis en évidence un même type de méristème et de moelte (*the medulla of the fruit*) Une grande partie de la cavité ovarienne est occupée par cette moelle qui s'accroît par le fonctionnement d'une zone spéciale de croissance, véri-

(1) Il y aurait lieu de réétudier minutieusement la flenr ♀ chez *Salix* où suivant les espèces, si l'on en croit Eichler, les placentas sont ou dans le plan carpellaire ou dans le plan intercarpellaire. Une étude ontogénétique et tératologique de ce problème serait dn plus haut intérêt.

Source : MNHN, Paris

table cambium (1). L'ovule se trouve ainsi porté au sommet de la cavité ovarienne et *le cordon provasculaire placentaire se trouve subir aussi la même croissance intercalaire.* La jeune noix a ainsi un faisceau vasculaire médullaire axial. Le phénomène est rare dit HAGERUP : « it is found now and then in the axis of other plants (e.g. in the *Burseraceae*), but it does not occur in the vegetative branches of *Corylus* ». Pour HAGERUP les tissus situés à l'extérieur de cette moelle (coque) prolongent l'écorce et le bois de la tige.

Ce phénomène n'est pas si rare que le pense HAGERUP, mais doit être interprété différemment.

En même temps que le méristème médullaire assure l'allongement du socle ovulaire, les sinus et les tissus extérieurs aux sinus s'accroissent également. Les sinus s'approfondissent par le fonctionnement des méristèmes « protodermiques » et de méristèmes particuliers, que nous avons mis en évidence chez *Pterocarya*. Dans les parois se poursuivent les divisions de recloisonnement. Toute la partie inférieure de la noix résulte d'une croissance intercalaire qui élève les lobes de l'enveloppe florale au sommet, creuse de profonds sinus.

Au travers du parenchyme médullaire passent les cordons vasculaires placentaires, de la même façon que chez *Corylus*. Mais ils peuvent aussi traverser la coque (*Annamocarya*), à l'extérieur des sinus donc, puis revenir dans la cloison par le haut. L'existence de cette sorte de méristème médullaire est à elle seule un argument très fort pour les vues de HAGERUP. Mais il y a *Annamocarya :* histologiquement aucune différence entre cloison et coque. Si la cloison est caulinaire, la coque l'est aussi : ce que HAGERUP ne prétend nullement, au contraire, puisque pour lui les pseudo-carpelles sont des feuilles stériles. Une telle construction caulinaire, outre le fait qu'elle n'expliquerait pas les aspects foliaires, notamment la constance du rapport cloison-styles dans leur orientation relative l'un par rapport à l'autre, une telle construction rejoindrait celle qu'imaginent les tenants de l'acarpie et pourrait être revendiquée par eux. C'est une forme de réfutation du dualisme. Toujours est-il qu'en aucun cas la cloison ne peut être considérée comme la partie repliée et involutée d'une feuille carpellaire au sens classique.

Le méristème sporogène.

Nous ne rappellerons pas de nouveau les premiers stades ontogénétiques. Prenons là encore *Juglans regia*. Est-ce que le mamelon méristématique représente l'apex de la pousse ou une protubérance ovulaire précoce ou un placenta émanant de carpelles-sporophylles ? Le problème est général et se repose dans les mêmes conditions qu'il s'agisse de *Juglans*, de *Carya*, d'*Alisma*, de *Primula*, de *Phytolacca* ou autres. Mêmes problèmes, mêmes méthodes, mêmes arguments, mêmes controverses.

(1) E. M. LONG (1943) a montré de même que la fleur du Dattier présente une croissance intercalaire remarquable résultant de l'activité d'une zone méristématique basale.

Source . MNHN, Paris

tci, comme ailleurs, nous l'avons dit, on veut qu'il y ait une part de tige et une part de feuille. Des efforts considérables ont été faits dans ce sens, et pour la défense de la théorie sporophyllienne, par TROLL et ses élèves. D'après cette école il y aurait des « Querzonen », ou talons carpellaires soudés congénitalement soit seulement entre eux, soit entre eux et avec l'axe : le bec placentaire stérile des Primulacées serait l'axe floral. Au sujet d'*Alisma*, et comparant les deux espèces *A. Plantago* et *A. ranunculoides* d'après les recherches d'EBER, GRÉGOIRE écrit : « il est certain que si l'axe floral était une tige et le carpelle une feuille on comprendrait difficilement que, de deux espèces si voisines l'une formât l'ovule sur une feuille carpellaire, l'autre sur la tige florale. Mais nous savons que le réceptacle n'est que le support d'un méristème qui, en se prolongeant dans les carpelles est destiné à produire des ovules. Ainsi que les ovules se forment sur les carpelles ou qu'ils se produisent sur le réceptacle, c'est toujours le méristème floral qui les produit et, dans les deux cas, les ovules ont une origine commune ».

Cette réplique de GRÉGOIRE qui a le tort de distinguer entre feuille et tige, n'en est pas moins valable pour ce qu'elle énonce concernant l'unité du méristème sporogène, l'unité de l'ensemble réceptacle-carpelle.

Le cas des Juglandacées a été discuté au cours de ce travail. On ne peut guère contester que le mamelon méristématique qui occupe le fond de la cavité intercarpellaire soit le même qui assurait l'édification des structures florales ontogénétiquement antérieures, qui existait notamment avant l'initiation des carpelles : ce n'est pas là une interprétation, mais un fait, qui a même gêné NAST dans son interprétation sporophyllienne. Mais pour la raison même qui vient de nous faire accorder notre faveur à GRÉGOIRE, savoir l'unité méristématique, il n'y a pour nous aucun embarras. Nous pouvons dire indifféremment que ce méristème est carpellaire ou apical : c'est une seule et même chose.

Il n'empêche que la disposition du mamelon ovulaire, terminal, présente incontestablement un aspect caulinaire. Renforcé d'ailleurs par le fait qu'il repose sur un *méristème médullaire*, typique de la tige.

Chez les Juglandacées le méristème sporogène se localise en une petite région apicale centrale et se prolonge en un méristème stérile bordant les sinus. Ce dernier méristème non sporogène se parenchymatise rapidement comme se parenchymatise en restant stérile l'apex du placenta central des Primulacées.

Croissances intercalaires et hétérochrones (= allométriques).

C'est sans doute à l'allométrie, aux changements intervenant dans les taux de croissance relatifs que tient en définitive la configuration particulière de chaque type de fleur. HUXLEY, chez les animaux (1932),

Source : MNHN, Paris

et chez les plantes SINNOTT, FOSTER et d'autres auteurs que cite STEBBINS (1950) et auxquels il faudrait ajouter J. M. THOMPSON, WARDLAW, HAGERUP ont fait largement état de cette notion pour expliquer le mécanisme morphogénétique. Finalement la croissance intercalaire n'est qu'un type particulier d'allométrie. C'est aussi la croissance torale de THOMPSON, celle que des auteurs comme COULTER, BARNES et COWLES désignaient dès 1910 par le terme de « zonal development ». STEBBINS (1950) vient avec raison de remettre l'accent sur cette action.

C'est la *croissance zonale* qui dans la construction du carpelle chez *Juglans* succède aux deux naissances séparées qui ont assuré l'émergence des primordiums stylaires. C'est elle aussi qui intervient dans la surélévation des lobes involucraux et l'édification du brou dans la formation des sinus et de la paroi... Chez *Corylus*, HAGERUP a clairement mis en évidence la zone qui assure la croissance intercalaire et qui sous forme d'une mince couche se situe chez cette plante à la base des petites écailles qui constituent le périanthe, à l'aisselle des bractéoles : c'est cette mince couche qui assure la construction entière de la coque entre le périanthe et l'insertion sur le pédicelle. Les facteurs qui interviennent dans cette croissance zonale sont de toute évidence, comme le note STEBBINS, les taux de croissance relatifs, les temps relatifs d'initiation, la taille absolue de l'organe ou de l'organisme, le niveau où elle se situe.

Si l'originalité de la fleur relève pour une bonne part de la complexité du jeu de ces croissances, il semble que ce soit THOMPSON qui l'ait pour la première fois souligné et en ait fait une notion fondamentale de son système. Que l'on songe à l'importance qu'il donne à la réduction de la croissance apicale.

Il existe chez les Juglandacées et chez beaucoup d'autres familles une hétérochronie un peu spéciale qui ne semble pas avoir retenu beaucoup l'attention et qui est cependant susceptible de rendre compte de beaucoup de caractères morphologiques ou biologiques. Cette hétérochronie concerne les croissances relatives de l'ovaire, de la graine et de l'embryon. Pour la mettre en évidence nous avons établi un graphique d'après les données dont nous avons pu disposer sur le développement postfloral chez le Pacanier (fig. 89). Il serait intéressant, et sans doute utile pour la culture, de faire le même travail sur notre Noyer. Les données numériques utilisées ici sont dues à MC KAY (1947). La croissance rapide de la graine ne démarre dans le cas étudié que 56 jours après la pollinisation, le 26 juillet, date à laquelle le fruit atteint une taille considérable. Dès le 9 août il est à sa taille adulte, nous sommes alors à 70 jours de la pollinisation. L'embryon est à peine visible à l'œil nu. En un mois, fin août-début septembre, fruit et graine (tégument + albumen) sont à leur taille adulte. C'est alors la violente croissance embryonnaire qui, en moins d'un mois, amène au *remplissage* du tégument, et par suite de la coque (22 septembre). Bien entendu les dates rapportées peuvent varier considérablement et nous ne leur prêtons ici qu'une valeur relative. Le graphique montre

Source : MNHN, Paris

que la croissance de la graine débute pratiquement 14 jours après la pollinisation, la croissance embryonnaire 42 jours, et pratiquement ici 69 jours. Mc Kay distingue deux phases d'à peu près égale importance dans le développement du fruit :

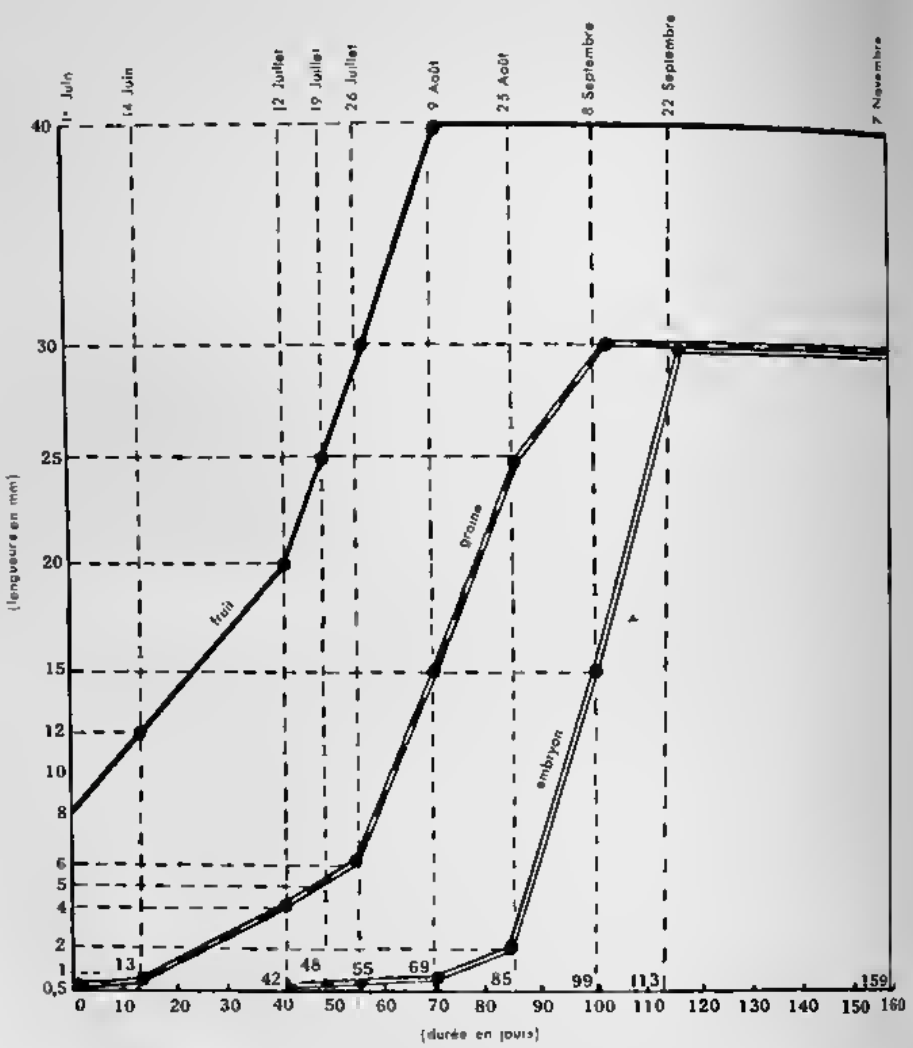


Fig. 89. — Croissances différentielles du fruit, de la graine et de l'embryon dans un cas déterminé. En ordonnées : les tailles représentées par des longueurs en mm. En abscisses : les nombres de jours comptés à partir de la pollinisation (du 1er juin au 7 novembre, soit 159 jours). Dans le cas présent, le fruit mûr mesure 40 mm de long, l'ovule et l'embryon 30 mm. (Explication dans le texte).

1) Le développement de l'albumen (environ 77 jours) ;

2) la croissance de l'embryon (environ 70 jours).

Dès 1934, en étudiant les relations entre traitements culturaux, degré de remplissage des noix et composition des noyaux, Crane et

Source . MNHN, Paris

HARDY avaient proposé de reconnaître deux périodes qui correspondent sensiblement aux précédentes :

1) La période de croissance de la noix jusqu'à la taille adulte (depuis la floraison jusqu'au moment où la coque commence à durcir) ;

2) la période de remplissage (de la noix) qui fait suite à la précédente et se termine à la maturité.

Ces divisions, comme le constate MC KAY, coïncident. C'est aussi au début du remplissage que se situe la coupure établie par THOR et SMITH (1935) sur la base des changements biochimiques.

Chez *Corylus* des faits du même ordre ont été observés : c'est seulement lorsque la noisette a atteint sa pleine taille et que la lignification commence que, avec une étonnante rapidité, se développe la graine. Elle peut remplir l'intérieur de la coque en un mois. Préoccupé par cette croissance différentielle HAGERUP (1942) a émis l'hypothèse que le démarrage de la croissance de la graine, après la fécondation, devrait peut-être attendre que les placentas qui ont à suivre une croissance intercalaire axiale aient atteint leur état adulte. Cette explication séduisante, qui serait également valable pour les Juglandacées, semble difficilement recevable. En effet, chez les Myricacées où se produit aussi une croissance différentielle, le placenta reste basal alors que le fruit s'accroît. L'explication relève plus vraisemblablement de phénomènes biochimiques.

Les croissances hétérochrones ici visées rendent compte du fait suivant, souvent observé chez les Juglandacées : des coques de noix (*Juglans, Carya* ou *Annamocarya*) présentent un « endocarpe » tapissé d'un tissu lisse ou vascularisé qui n'est autre que le tégument de la graine étroitement adhérent aux parois et aux cloisons de la coque. On peut même se demander si ce n'est pas le tégument que décrit KUANG dans *Annamocarya* quand il dit : « endocarpio lapilloso, extra reticulato, levissime rugoso, *intus laevi nitidoque*.. » car la plupart des fruits que nous avons observés de ce genre comportaient le tégument tapissant la loge.

Dans une sous-famille des Myricacées que nous avons établie, les Canacomyricoidées et qui ne compte que le seul genre *Canacomyrica* Guillaumin, le même phénomène de croissance permet d'émettre une hypothèse explicative sur la configuration de la graine adulte. Celle-ci comporte en effet un curieux *tube micropylaire* pendant latéralement jusque vers le hile de cette graine orthotrope et évoquant une sorte de long funicule pour lequel il avait été initialement pris. La croissance tardive du tégument, alors que l'ovaire a atteint sa taille adulte, doit amener le tube micropylaire à heurter la paroi de celui-ci et à s'infléchir sur le côté où il sera ultérieurement comprimé entre la paroi ovarienne et la graine. Une croissance simultanée ne suggère aucune hypothèse.

Il existe aussi chez les Juglandacées — point qui a été signalé par HJELMQVIST (1948) — un tube micropylaire, mais extrêmement court. Il n'est pas comme chez *Canacomyrica* l'objet d'une croissance zonale.

Source : MNHN, Paris

Le développement postfloral déclenché généralement par la pollinisation (qu'il y ait fécondation ou non ?), s'accompagne de croissances différentielles un peu spéciales, connues sous le nom d'*accrescence*. L'accrescence est un type d'adaptation commun aux plantes les plus diverses et botaniquement les plus éloignées.

Chez toute une série de Juglandacées la dispersion est favorisée par l'accrescence de pièces de l'enveloppe florale, plus précisément involucrale. On constate là encore l'utilisation dans un sens parfaitement défini des *moyens du bord*, l'unité de la construction résidant non dans la nature des composants — qui est hétérogène — mais dans la fonction. Les ailes du fruit de *Pterocarya* résultent de l'accrescence postflorale des deux bractéoles, la bractée étant éphémère ; *Engelhardtia* utilise pour la même fin la partie abaxiale de l'involucre, la braclée ; *Platycarya* deux complexes (bractéoles-sépales ?) latéraux, mais dans une infrucluescence où jusqu'à maturité la braclée joue son rôle protecteur (1).

L'accrescence semble, d'autre part, étroitement liée à la taille réduite des fruits : *Juglans, Carya, Annamocarya* sont aptères. *Alfaroa*, si voisin d'*Oreomunnea*, mais à involucre non accrescent, atteint une taille considérable (3 cm). Si les fruits d'*Oreomunnea* sont relativement gros par rapport à *Engelhardtia*, les ailes en sont aussi beaucoup plus considérables et ainsi le rapport de taille entre ailes et fruit est conservé. Il faut cependant rappeler ici la manifestation de petits fruits aptères chez *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae*, dans certains cas. Cette remarque ne peut, à notre avis, fournir argument contre la valeur évolutive de la liaison entre la dispersion et la taille du fruit. Elle désigne un raté. Le fait que les fleurs ♂ présentent parfois une bractée accrescente en est un autre ; et dans ce dernier cas il s'agirait seulement d'une anomalie.

Tout se passe apparemment comme si un facteur commandait à la fois la non-accrescence involucrale et une plus grande croissance absolue du fruit. Dans tous ces cas l'allométrie est évidente.

Mais quel est le sens de l'évolution concernant la taille des fruits ? Est-ce d'un pré-*Engelhardtia* aptère vers *Alfaroa*, d'une part, et *Oreomunnea-Engelhardtia*, d'autre part ? ou d'*Alfaroa* vers les fruits ailés à taille réduite, par suppression de la croissance intercalaire profonde ? En somme chez *Alfaroa* dont les trois quarts du fruit (c'est-à-dire toute la partie inférieure à l'insertion ovulaire) proviennent d'une croissance ontogénétiquement seconde et morphologiquement d'un type nettement « caulinaire », il s'agit de connaître la signification phylogénétique de cette croissance intercalaire : primitive ou acquise ? Nous serions tenté d'incliner pour la deuxième hypothèse, pour peu que nous nous départions d'une prudente réserve. Aventure que nous écartons.

(1) A la vérité dans ce genre les ailes n'ont à aucun moment d'existence indépendante : elles sont dès le début ontogénétique de la fleur étroitement intégrées au tissu ovarien. Il est difficile, dans ce cas, de parler d'accrescence.

Source : MNHN, Paris

Il y a dans ces questions complexes de croissances zonales et hétérochrones des mécanismes génétiques et physiologiques (hormonaux) dont seule une meilleure connaissance pourra permettre des progrès sensibles sur cet autre plan qu'est la Morphologie. Nous attendons beaucoup, dans ce domaine, de la Morphologie expérimentale quand elle sera à même d'agir sur les croissances (initiation, vitesse, durée). Quand pourra-t-on, par exemple, déclancher l'accrescence dans une fleur ♂ d'*Engelhardtia* ? La Paléontologie n'a pas dit, non plus, il faut l'espérer, son dernier mot.

Les caractères remarquables de la fleur ♀ des Juglandacées et leur interprétation.

Serrons de plus près les faits juglandacéens que nous offre la fleur ♀. Et d'abord un mot de terminologie. Nous pensons qu'on peut maintenir le terme de *carpelle* (ovaire, style, stigmate) : c'est une unité morphologique du pistil. On pourra parler du côté dorsal ou ventral du carpelle, de ses faisceaux dorsaux, latéraux ou ventraux ; des nervures des styles (médianes et latérales). Cette nomenclature permet de ne pas s'éloigner des traitements classiques et d'exprimer cependant notre pensée.

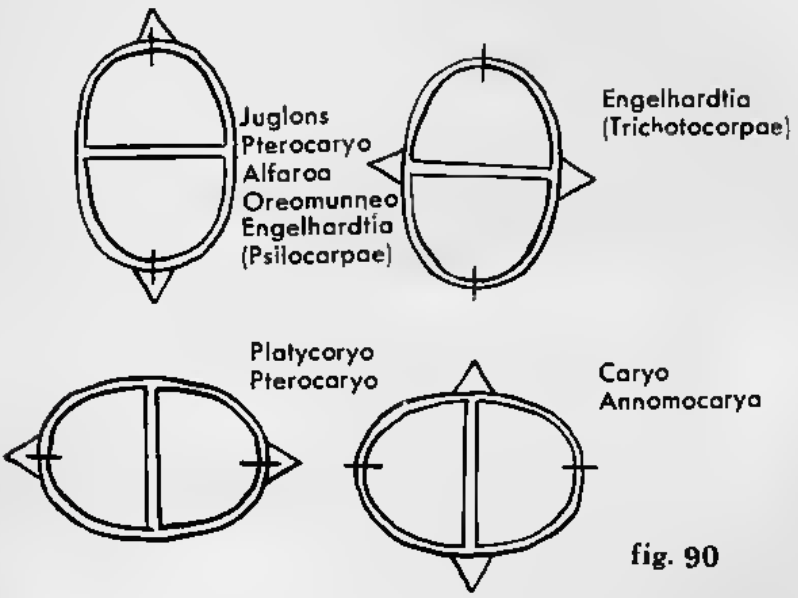


fig. 90

FIG. 90. — Diagrammes montrant la disposition des stigmates par rapport aux carpelles, et des carpelles par rapport au rachis inflorescentiel chez les Juglandacées. En haut, carpelles médians. En bas, carpelles transverses. A droite stigmates commissuraux. A gauche, stigmates valvaires (sauf chez *Engelhardtia-Psilocarpae* où ils sont presque intermédiaires). Les sutures ou lignes de déhiscence sont indiquées dans le plan médio-orthogonal à la cloison primaire. Orientation : Côté abaxial en bas.

Source : MNHN, Paris

Voici l'énumération des faits morphologiques qui nous semblent devoir faire l'objet de l'intégration projetée :

Disposition des carpelles (fig. 90).

Carpelles :

— *médians* (*Juglans, Pterocarya, Alfaroa, Oreomunnea, Engelhardtia*).
— *obliques* (*Pterocarya*).
— *transverses* (*Carya, Annamocarya, Pterocarya, Platycarya*).

Stigmates :

— *valvaires* (*Juglans, Pterocarya, Alfaroa, Oreomunnea, Platycarya*).
— *valvaires-commissuraux* (*Engelhardtia* sect. *Psilocarpae*).
— *commissuraux* (*Carya, Annamocarya, Engelhardtia* sect. *Tricholocarpae*.

Combinaisons carpelles-stigmates :

— *C. médians/S. valvaires* (*Juglans, Pterocarya, Alfaroa. Oreomunnea, Engelhardtia* sect. *Psilocarpae*).
— *C. médians/S. commissuraux* (*Engelhardtia* sect. *Trichotocarpae*).
— *C. transverses/S. valvaires* (*Platycaria, Pterocarya*).
— *C. transverses/S. commissuraux* (*Carya, Annamocarya*).

Cloisons.

Présence constante d'une cloison primaire dans tous les genres. Et percée d'une fenêtre (dans sa partie supérieure) à la base de laquelle s'insère l'ovule érigé-orthotrope.

Présence ou absence, suivant le genre ou l'espèce, *d'une cloison secondaire* dans le plan sutural.

Présence chez certains genres de *cloisons tertiaires* et d'excroissances septales. (Bien entendu toutes les cloisons sont incomplètes).

Position relative *absolument invariable* de la cloison primaire (*plan commissural*) et du *plan sutural*, lesquels sont orthogonaux ; rapports de position invariables entre les diverses cloisons.

Vascularisation des carpelles.

Faisceaux dorsaux : toujours dans le plan sutural et plus ou moins extérieurs à la coque (un peu inclus chez *Carya* et *Annamocarya*. Apparemment constitués chacun de deux ensembles (mais pas toujours).

Source : MNHN, Paris

Présence ou absence suivant le genre de faisceaux carpellaires apparemment simples ou doubles dans le plan commissural. Absents chez *Juglans* et *Pterocarya* ; simples chez *Carya* ; doubles chez *Alfaroa, Engelhardtia, Oreomunnea.*
Présence de faisceaux stigmatiques latéraux, et de connexions entre eux, chez *Platycarya* (cf. p. 141).

Système vasculaire placentaire assez complexe (cf. interprétation plus loin).
Parenchyme de remplissage ou endocarpe.
Déhiscence loculicide.
Brou ; ovaire infère.

La conception de l'évolution des stigmates due à MANNING nous paraît devoir s'imposer. Elle est admirablement confirmée par l'anatomie.

Par définition, peut-on dire, les stigmates (ou les styles) d'un pistil composé sont valvaires, qu'il y ait ou non cloison dans la loge ovarienne, dès l'instant qu'ils n'ont pas subi d'évolution dans leur disposition première. On peut alors parler de *commissures* pour désigner les régions situées dans le plan intercarpellaire. Le *stade dérivé* de l'évolution des stigmates d'un ovaire composé pourra alors, comme chez les Juglandacées, être la *disposition commissurale*. Dans le cas où il n'y aurait pas de cloison ovarienne le caractère dérivé simulera à s'y méprendre le caractère primitif mais pourra être décelé parfois par tel ou tel détail de structure ou par des faits de morphologie comparée ou d'ontogénétique.

Chez les Juglandacées on pourrait penser que si la cloison primaire ne représente pas une partie de feuille repliée, son orientation peut varier. Il n'en est rien : le changement d'orientation des stigmates est démontré par le fait que les plans sutural et commissural ne coïncident jamais ; le processus du changement est décomposé par la série *Oreomunnea-Engelhardtia.*

La rotation du plan des stigmates est prouvée chez les Juglandacées. Ce changement de symétrie procède principalement d'un changement intervenant dans les croissances. En rapport avec ce changement il nous faut envisager le fait de *déhiscence loculicide*. Il n'est pas exclu en effet que celle-ci soit à l'origine de toute l'évolution en cause. La déhiscence loculicide ou suturale entraîne, semble-t-il, la division longitudinale du faisceau carpellaire dorsal. Cette division est fort nette et précoce chez *Engelhardtia* sect. *Psilocarpae*. La croissance zonale n'y intervient pas et les stigmates restent sessiles : c'est un intermédiaire phylogénétique. Elle intervient par contre dans la section *Trichotocarpae* assurant l'édification de longs bras stylaires avec papilles stigmatiques latérales. Mais quel est le déterminisme du transfert des croissances ?

Sur le plan morphologique on est en droit de penser que les genres *Juglans* ou *Pterocarya* ne donneront jamais de mutations à stig-

Source : MNHN, Paris

mates commissuraux. Seuls des genres comme *Oreomunnea*, *Alfaroa*, *Engelhardtia-Psilocarpae* (et aussi *Platycarya*) qui ont des styles trifasciculés peuvent se prêter à cette évolution (fig. 76). Est-ce que ces faisceaux carpellaires formant quatre ensembles en quadrature peuvent représenter comme on l'a pensé chez les Crucifères, quatre carpelles ? Nous ne le pensons pas. L'évolution des stigmates, l'ontogenèse des cloisons, certaines particularités de structure s'y opposent.

Les cloisons incomplètes qui compartimentent la loge chez les Juglandacées ont évidemment suscité beaucoup de discussions. Nous n'avons ici que peu à ajouter à ce qui a été dit précédemment. Qu'il s'agisse de cloison primaire, de cloison secondaire ou tertiaire, elles sont toutes le fait d'une croissance intercalaire et doivent représenter un caractère nouveau, au même titre que les papilles stigmatiques, la lame parenchymateuse de déhiscence, le parenchyme de remplissage, les excroissances septales. Les cloisons tertiaires sont liées au parcours des faisceaux ventraux chez *Alfaroa* et *Oreomunnea*. On peut imaginer une ascendance ou une descendance phylogénétique de *Juglans* ou de *Carya* où la croissance intercalaire touchant plus profondément les tissus situés au-dessous de l'insertion ovulaire conduirait à la formation d'ovaires à cloisons tertiaires.

Pour ce qui est du parenchyme marquant la ligne de déhiscence loculicide, c'est un caractère propre à la fleur. Mais on peut se demander cependant si sa disposition n'est pas déterminée par le caractère des émergences carpellaires : la lame de déhiscence formée d'un parenchyme qui ne se sclérifie pas prolonge en effet chaque *gouttière* stylaire (pl. V, 14 et 17, 18) laquelle évoque remarquablement une gouttière pétiolaire (1). Chez *Juglans* le parenchyme constituant l'endocarpe est en liaison avec le parenchyme sutural et le parenchyme qui se développe en papilles stigmatiques.

Le système vasculaire ventral des carpelles comprenant notamment les faisceaux placentaires-ovulaires se présente suivant trois types caractérisés. L'origine des faisceaux étant à symétrie radiaire, il n'y a guère a priori que trois chemins par lesquels les faisceaux peuvent gagner le funicule ovulaire :

— *par les cloisons tertiaires : Oreomunnea, Alfaroa.*

— *par-dessous les sinus loculaires : Juglans, Engelhardtia...*

— *par-dessus les sinus loculaires : Annamocarya.*

Ce sont les trois types juglandacéens.

Pourquoi le mouvement en V renversé des deux cordons placentaires situés dans la cloison primaire ? Pourquoi quatre faisceaux ventraux privilégiés ? Les quatre ensembles de faisceaux sont nets chez *Oreomunnea* et *Alfaroa* : chez *Juglans* on voit bien aussi les deux demi-arcs vasculaires se faisant face par leur concavité et constitués

(1) Fait mis en évidence, dès 1912, par A. Joxe qui considère que la ligne de déhiscence est « une fente virtuelle, résultant d'une plicature de chaque carpelle, en dedans, le long de sa nervure médiane ».

Source : MNHN, Paris

eux-mêmes de deux ensembles (fig. 12). Le caractère à la fois caulinaire (disposition, orientation) et foliaire (nombre, ramification) de ces faisceaux montre que le pistil est une formation terminale et originate, mais qui dépend des stades ontogénétiques antérieurs. Quant au mouvement en V renversé il se comprend bien chez *Annamocarya*. Chez les autres genres il est difficile de lui donner un sens. Peut-on penser à un caractère archaïque vestigial ? Nous sommes là dans la pure hypothèse. De même nous ne voyons aucune explication satisfaisante de la variabilité d'orientation des carpelles par rapport au rachis de l'inflorescence.

Le *Brou* provient d'une croissance zonale des tissus sous-jacents aux lobes de l'enveloppe florale (sépales et involucre). Structure nouvelle donc qui n'est ni caulinaire, ni foliaire, mais en rapport avec la construction entière de la fleur. La récurrence des faisceaux dans le phylum des *Carya* relève de la même explication (croissance zonale).

Taxonomie et Phylogénétique devant la conception unitaire.

Toute théorie de la fleur et de son origine comporte une incidence directe et profonde sur la classification. « Une conséquence inévitable de l'absence présente d'une telle théorie compréhensive, écrit Th. Just (1952), est l'instabilité de nos systèmes actuels de classification des plantes à fleurs ».

L'approfondissement morphologique auquel nous nous sommes livré, prenant les Juglandacées pour matière, ne nous a pas permis de trancher la question toujours en suspens de la place de cette famille dans le systéme des Dicotylédones. Nous pensons, cependant, devoir tirer, sous cette rubrique, quelques conclusions, constructives ou non. Elles concernent :

1) le caractère dérivé des Juglandacées.

2) le caractère dérivé ou non de l'infèrovarie.

3) le problème de l'origine des Angiospermes.

1) Nous ne prétendons nullement nier le caractère dérivé qui est certain — c'est une question de plus et de moins — des Juglandacées, mais seulement faire des réserves sur l'argumentation avancée pour le démontrer. Le caractère dérivé de la famille en cause a été soutenu généralement par les tenants de la thése sporophyllienne. On a vu van Tieghem, Benson et Welsford, Nast, Manning parler d'une souche ancestrale pluri-ovulaire ; Nast, Manning tenir la placentation juglandacéenne pour un type axile modifié ; Manning énoncer que le nombre de carpelles a dû être autrefois de 3 ou 4, 3 étant le nombre le plus probable du fait de la fréquence de sa manifestation parmi les Juglandacées actuelles, et du fait aussi de la position diagonale souvent observée des 2 carpelles.

Source : MNHN, Paris

Notre conception unitaire nous impose de rejeter l'hypothèse de la pluralité ancestrale des ovules, et celle de l'évolution placentaire qui nous sont proposées. L'ovule des Juglandacées n'a sans doute jamais été appendiculaire — comme le croyait VAN THIEGHEM — et, s'il l'a été, rien ne l'indique dans la structure présente. C'est un ovule érigé-orthotrope. Quant á l'évolution placentaire nous en ignorons les phases anciennes.

Pour ce qui est du nombre de carpelles, il est possible que l'hypothése de MANNING corresponde á la réalité puisqu'elle rend compte de l'orientation des carpelles, de sa variabilité dans un genre donné comme dans la famille suivant les genres. Il peut d'ailleurs y avoir 3-4 carpelles, il n'y a jamais qu'un seul ovule.

Les caractéres prétendûment dérivés tirés du gynécée ne doivent pas tous être considérés comme établis.

2) Pour MANNING la fleur des Pré-Juglandacées était hermaphrodite, l'ovaire supére. MANNING se base sur la position du pistil abortif des fleurs ♂ « though the stamens in the pistillate flower are on the ovary ».

Le caractére hypothétique de cette vue est évidemment reconnu par son auteur. Nous considérons, quant á nous, que l'argument tiré de la conformation de la fleur ♂ n'est pas décisif. Nous ne savons pas quelle a été au cours des temps la filiation de l'ovaire angiospermien. Pour la théorie sporophyllienne l'ovaire infére est sans doute dérivé, comme l'est l'ovaire syncarpe. Dans cette perspective l'*archétype* est connu, ou supposé tel, et donc devient possible la faculté de comparer, la faculté de lire l'évolution.

Dans la conception unitaire aucun type de référence n'est donné par avance : il faut le découvrir dans les faits, notamment paléontologiques et expérimentaux (l'expérimentation devant nous apprendre les mécanismes).

Il est possible que si les Pré-Juglandacées ont eu une fleur ♀ elle ait été à ovaire infére, l'antagonisme hormonal qui régle la croissance zonale jouant dans le sens voulu. Dans la fleur ♂ de *Canacomyrica* le disque ne se développe pas ; dans la fleur ♀ il est accrescent (1).

Mais dans certains cas la filiation de l'ovaire a pu être établie avec une quasi-certitude. Les travaux de I. W. BAILEY et de ses collaborateurs sur les Dicotylédones homoxylées ou hétéroxylées primitives (*Degeneriaceae, Winteraceae*...) ont montré les filiations réalisées à partir des formes condupliquées primitives de carpelle supéres. On voit comment la croissance zonale a pu transformer un carpelle de *Drymis* en tel ou tel autre type. Les faits mis en avant par BAILEY ne sont pas incompatibles avec notre thèse. Peut-être constituent-ils un puissant argument en faveur du caractère dérivé de l'ovaire infére. C'en est un certainement dans beaucoup de cas.

La question des fleurs ♀ primitives est d'ordre général. Elle n'est

(1) Il est possible que la fleur ♀ soit physiologiquement ♀ et non ♂.

Source : MNHN, Paris

pas encore unanimement acceptée. Elle ne reçoit ici aucune lumière spéciale. Il est probable cependant que la fleur ♀ a dû précéder la fleur unisexuée. Le botaniste anglais K. R. SPORNE soutient, avec des arguments considérables, la thèse inverse (1948-1954).

3) Quelles sont les conséquences concernant l'origine des Angiospermes ? Nous y avons déjà fait allusion dans le corps de notre ouvrage.

Nombre d'auteurs ont prétendu que la placentation des Angiospermes, tantôt caulinaire, tantôt foliaire, imposait de considérer cet embranchement comme biphylétique. On a parlé face au monophylétisme de bi- et de pluriphylétisme. Il y aurait une lignée partant des Lycopodes et passant par les Gnétales et les *Coniferae* (HAGERUP), une autre dont les Filicales seraient à l'origine et qui par les Cycadales conduirait aux Ranales. On invoque la nature de l'ovule, les types placentaires... La théorie développée ici ne permet pas sur ce point de transiger : distinguer des lignées stachyosporées parallèlement à des lignées phyllosporées n'est qu'une spéculation sans fondement. Il y a peut-être une pluralité originelle de phylums d'Angiospermes, mais il reste à les établir sur des caractères éprouvés. C'est là en tout cas un problème en dehors des limites de notre sujet.

RÉSUMÉ.

Nos recherches présentes portent exclusivement sur la fleur ♀ et le fruit des *Juglandaceae* actuelles et fossiles, et relèvent fondamentalement de la Morphologie Générale et comparative.

Elles font appel le plus souvent à l'Anatomie, statique et dynamique, et montrent en outre qu'un effort a été tenté — qui semble peu commun — en vue de lier étroitement divers aspects de la Morphologie généralement érigés en disciplines à part.

Elles se concrétisent, en quelque sorte, sous la forme d'une monographie, non de la famille, mais de la *fleur ♀ et du fruit* juglandacéens dont les structures diverses ou plans structuraux ont été dégagés et éclairés dans le développement qu'ils comportent sur les plans de la taxinomie comme de l'interprétation.

C'est en effet sous les trois rubriques de Systématique, de Morphologie générale et d'Interprétation morphologique que l'ensemble de nos résultats peut être le plus convenablement résumé :

I. — Systématique des Juglandaceæ actuelles et fossiles.

— Une division de la famille en deux sous-familles, *Juglandoideae* (*Juglans, Carya, Annamocarya*) *Oreomunnoideae* (*Alfaroa, Oreomunnea, Engelhardtia, Pterocarya, Platycarya*)
est proposée.

Source : MNHN, Paris

— Le statut de deux *Juglandoideae* remarquables est établi sur des bases nouvelles, et les noms suivants sont proposés pour les désigner : *Annamocarya sinensis* (Dode) J. F. Leroy (1950) (= *A. indochinensis* A. Chev., 1941) ; *Carya Poilanei* (A. Chev.) J. F. Leroy (1950) (= Juglans Poilanei A. Chev., 1941).

— L'assimilation d'*Annamocarya* avec *Caryojuglans*, *Juglandicarya* et *Juglans* est rejetée. *Annamocarya* est placé dans le phylum des Carya, et tout près d'eux, tout en gardant son individualité générique.

— La révision de *Juglandoideae* fossiles nous a conduit à la création d'un statut nouveau pour un certain nombre d'entre elles dont voici le rappel : *Carya caryoides* (Kirchh), J. F. Leroy (1952) (= *Antweileria caryoides* Kirchh., 1951) ; *C. ventricosa* (Sternberg) (= *Juglans ventricosa* Brongn.) ; *Carya quadrangula* (Kirchh.) J. F. Leroy (1952) (= *Caryojuglans quadrangula* Kirchh., 1935) ; *Carya lacrymabunda* (Koenig), J. F. Leroy (1952) (= *Juglans lacrymabunda* (Koenig) Kirchh., 1937) ; *Carya nevadensis* (Berry) J. F. Leroy (1952) (= *Juglans nevadensis* Berry, 1928) ; *Carya Lubbocki* (Reid et Chandler) J. F. Leroy (1952) (= *Juglandicarya Lubbocki*, R. et C.) ; *Carya cantia* (R. et C.) J. F. Leroy (1952) (= *Juglandicarya cantia* R. et C.) ; *Carya ? depressa* (R. et C.) J. F. Leroy (1952) (*Juglandicarya depressa* R. et C.).

II. — Morphologie générale des Juglandaceæ.

Les huit genres de la famille ont été passés en revue.

Des genres supposés bien connus tels *Juglans* et *Carya* ont fait l'objet de réinvestigations minutieuses et, dans le détail, beaucoup d'observations nouvelles ont été faites à leur sujet.

La plupart des genres, *Pterocarya* et surtout *Alfaroa*, *Oreomunnea*, *Engelhardtia*, *Annamocarya*, *Platycarya*, étaient pratiquement inconnus quant à l'anatomie de la fleur et du fruit avant notre travail. Nous avons montré qu'ils représentent quelques types structuraux jusqu'alors insoupçonnés, et d'une très grande signification.

A l'échelle des *Juglandaceae* l'ensemble de nos connaissances s'est trouvé profondément renouvelé, principalement en ce qui concerne la vascularisation placentaire. Si la placentation juglandacéenne nous est apparue comme remarquablement homogène, elle ne s'en présente pas moins, nous l'avons mis en évidence, sous trois aspects parfaitement caractérisés et distincts, correspondant aux genres *Juglans*, *Annamocarya* et *Oreomunnea*.

L'anatomie vasculaire, plus précisément et avant tout les faisceaux placentaires et les faisceaux carpellaires dorsaux ont été utilisés pour la première fois, et par nous, dans la détermination des espèces : la combinaison de ces caractères s'est révélée dans ses variances comme un critère de discrimination infaillible entre *Carya* et *Juglans*. Avec ce critère est enfin découvert l'outil tant recherché depuis toujours des paléontologistes.

Source : MNHN, Paris

Les deux tiers de notre travail ont consisté dans la prise de contact directe avec les diverses formes de la famille, afin de les dégager et de les relier. Et prises, ces formes, dans leur mouvement, au fil de leur ontogenèse, chaque fois que cela a été possible. On trouvera l'énumération des principaux caractères juglandacéens de la fleur ♀ et du fruit dans le chapitre VI (p. 217).

III. — Interprétation générale de la fleur ♀ : fleur juglandacéenne et fleur angiospermienne.

La structure du gynécée des Juglandacées est d'une telle complexité que les schémas d'interprétation classique se sont révélés impuissants à en rendre compte de façon satisfaisante.

Dans notre effort d'intégration des faits, au cours des chapitres V et VI, nous avons été amené à proposer des modifications profondes aux théories connues.

Notre point de vue est que dans cette recherche d'une conception satisfaisante de la fleur angiospermienne deux notions doivent être mises en avant :

1) Il n'existe aucune différence essentielle entre la tige et la feuille, entre l'axe et les appendices floraux.

2) La fleur est une pousse végétative qualitativement transformée.

La métamorphose n'est qu'un symbole, un signe qui n'est acceptable qu'assorti de ces deux conditions préalables. Notre définition de la fleur énonce une *conception unitaire* dans l'espace (rapports tige-feuille) et dans le temps (rapports pousse végétative-pousse florale). Elle conduit à rejeter notamment la notion de carpelle-sporophylle, et aussi celle de sporogenèse caulinaire sous leur forme classique.

Terminal ou non le carpelle appartient à une formation terminale. Les moyens dont dispose la plante pour le construire sont inscrits dans son patrimoine héréditaire et déterminés en quelque sorte, par les stades antérieurs floraux et végétatifs (Phyllotaxie).

L'accent est mis sur l'allométrie ou changements intervenant dans les taux de croissance relatifs, et dont le rôle est considérable dans l'édification de chaque type de fleur.

Nous ne rejetons pas les termes de *caulinaire* et de *foliaire* que nous considérons comme utiles ; ils désignent, pour nous, des aspects, non des natures.

Notre *conception unitaire* permet de rendre compte de la plupart des caractères de la fleur ♀ des Juglandacées, tels que formation et orientation des cloisons, orientation et évolution des stigmates, déhiscence loculicide, endocarpe parenchymateux... Exemple : la cloison

Source : MNHN, Paris

primaire, selon nous, est en un sens de nature caulinaire, et en un sens le résultat d'une plicature foliaire congénitale. La morphologie des plantes supérieures ne peut guère s'exprimer que par l'utilisation des termes de *caulinaire* et de *foliaire* qui désignent les deux aspects les plus remarquables sous lesquels ces plantes se présentent à nous.

BIBLIOGRAPHIE.

Adriance (G.). — Factors influencing fruit setting in the pecan. *Bot. Gaz.*, 91, 1931, p. 144-166.

Arber (A.). — Monocotyledons. A morphological study. Cambridge, 1925.

Arber (A.). — Floral anatomy and its morphological interpretation. *New Phyto*, 32, 1933, p. 231-242.

Arber (A.). — The interpretation of the flower : a study of some aspects of morphological thought. *Cambridge Phil. Soc. Biol. Rev.*, 12, 1937, p. 157-184.

Arber (A.). — The natural Philosophy of Plant Form. Cambridge University Press, 1950.

Arnal (Cl.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées. Thèse, Dijon, 1945.

Axelrod (D. I.). — A theory of Angiosperms Evolution. *Evolution*, 6, 1, 1952, p. 29-60.

Bailey (I. W.). — Origin of the Angiosperms : need for a broadened outlook. *Journ. Arn. Arb.*, 30, 1949, p. 64-70.

Bailey (I. W.) et Nast (C. G.). — The comparative morphology of the *Winteraceae II* Carpels. *Journ. Arn. Arb.*, 24, 1943, p. 472-481.

Bailey (I. W.), Nast (C. G.) et Smith (A. C.). — The family *Himantandraceae*. *Journ. Arn. Arb.*, 24, 1943, p. 190-206.

Bailey (I. W.) et Smith (A. C.). — *Degeneriaceae*, a new family of flowering plants from Fiji.. *Journ. Arn. Arb.*, 23, 1942, p. 356-365.

Bailey (I. W.) et Swamy (B. G. L.). — The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialisation. *Amer. Journ. Bot.*, 38, 1951, p. 373-379.

Ball (E.). — The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phœnix canariensis* Chaub., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. and *Trachycarpus excelsa* Wendl., *Amer. Jour. Bot.*, 28, 1941, p. 820-832.

Ball (E.). — Morphogenesis of shoots after isolation of the shoot apex of *Lupinus Albus*. *Amer. J. Bot.*, 39, 1952, p. 167-191.

Baneroft (H.). — A review of researches concerning floral morphology. *Bot. Rev.*, 1, 1935, p. 77-99.

Baum (H.). — Ueber die postgenitale Verwachsung in Karpellen. *Oesterreich. Bot. Zeitschr.*, 95, 1948, p. 86-94.

Baum (H.). — Die Verbreitung der postgenitalen Verwaehsung im Gynözeum und ihre Bedeutung für die typologische Betraehtung des coenokarpen Gynözeums. *Ibid.*, p. 124-128.

Beardslee (H. C.). — Three-carpelled hickory nuts in Ohio. *Bull. Torrey Bot. Club*, 7, 1880, p. 54.

Belin-Milleron (J.). — Les théories de la fleur devant la méthodologie. *La Revue scientifique*, 89, 1, 1951, p. 36-41.

Besson (M.) et Welsford (E. J.). — The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* and a few allied genera. *Ann. of Bot.*, XXIII, 1909, p. 623-633.

Berry (E. W.). — Notes on the geological history of the walnuts and hickories. *The Plant World*, 15, 1912, p. 225-240.

Source : MNHN, Paris

Berry (E. W.). — The fossil seeds from the titanotherium beds of Nebraska, their identity and significance. *Amer. Mus. Nov.*, New York, n° 221, 1926, p. 1-8.

Berry (E. W.). — A petrified walnut from the Miocene of Nevada. *Washington Acad. Sc. Jour.*, 18, 1928, p. 158-160.

Berry (E. W.). — A walnut in the Pleistocene at Frederick, Oklaoma. *Washington Acad. Sc. Jour.*, 19, 1929, p. 84-86.

Berry (E. W.). — A walnut from the Chesapeake Miocene. *Ibid.*, 24, 1934, p. 227-229.

Bersillon (G.). — Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. ; structure et fonctionnement. *C. R. Ac. Sc., Paris*, 232, 1951, p. 2470-2471.

Billings (F. H.). — Chatazogamy in *Carya olivaeformis*. *Bot. Gaz.*, 35, 1903, p. 134-135.

Blaser (H. W.) et Einset (J.). — Leaf development in six periclinal chromosomal chimeras of apple varieties. *Amer. Jour. Bot.*, 35, 1948, p. 473-482.

Boke (N. H.). — Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. *Amer. Jour. Bot.*, 28, 1941, p. 656-664.

Boke (N. H.). — Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. *Amer. Jour. Bot.*, 34, 1947, p. 433-439.

Boke (N. H.). — Development of the perianth in *Vinca rosea* L. *Ibid.*, 35, 1948, p. 413-423.

Boke (N. H.). — Development of the stamens and carpels in *Vinca rosea* L. *Ibid.*, 36, 1949, p. 535-547.

Boke (N. H.). — Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. *Amer. J. Bot.*, 38, 1951, p. 23-38.

Bonne (S.). — Recherches sur le pedicelle et la fleur des Rosacées. Thèse, Paris, 1928.

Bosch (E.). — Blütenmorphologische und zytologische Untersuchungen an Palmen. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.*, 57, 1947, p. 37-100.

Brandis (D.). — *Juglandaceae*, in Indian trees. Londres, 1911.

Braun (A.). — Ueber den inneren Bau der Frucht der Juglandeen. *Bot. Zeit.*, 30, 1872, p. 371-375.

Britton (N. L.). — Three-carpelled hickory nuts. *Bull. Torrey Bot. Club*, 7, 1880, p. 21.

Bnooks (R. M.). — Comparative histogenesis of the vegetative and floral apices in *Amygdalus communis*, with especial reference to the carpel. *Hilgardia*, 13, 1940, p. 249.

Brouland (M.). — Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. *Le Botaniste*, 27, 1935, p. 1-278.

Brown (R. W.). — Walnuts from the late Tertiary of Ecuador. *Amer Jour. Sc.*, New Haven, 244, 1946, p. 554-556.

Buell (K. M.). — Developmental morphology in *Dianthus*. I. Structure of the pistil and seed development. *Amer. Jour. Bot.*, 39, 1952, p. 194-210.

Bugnon (P.). — Organogenèse et déhiscence de la gousse des Papilionacées. *Bull. Soc. Bot., France*, 72, 1925, p. 445-448.

Bugnon (P.). — La théorie du potymorphisme carpellaire et le cas des Légumineuses. *Bull. Soc. Bot., France*, 72, 1925, p. 831-834.

Buvat (R.). — Influence des conditions du milieu extérieur sur l'évolution cytotogique du point végétatif de *Lupinus albus* (Papilionacées). *C. R. Ac. Sc., Paris*, 232, 1950, p. 66-68.

Buvat (R.). — Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* L., en méristème floral. *Ibid.*, 232, 1951, p. 2466-2468.

Buvat (R.). — La structure de l'apex de *Myosurus* établie d'après son fonctionnement. *Ibid.*, 233, 1951, p. 813-815.

Buvat (R.). — Structure, Evolution et Fonctionnement du méristème apical de quelques dicotylédons. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, t. XIII, 1952, p. 199-300, 16 pl.

Camefort (H.). — Structure du point végétatif de *Picea excelsa*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 231, 1950, p. 65-66.

Source : MNHN, Paris

Camefort (H.). — Structure du point végétatif de *Ginkgo biloba* en période d'activité (initiation foliaire). *Ibid.*, 233, 1951, p. 88-90.
Camus (G.). — Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogenèse. *Rev. Cytol. et Biol. Végét.*, 9, 1949, p. 1-199.
Candolle (C. de). — Mémoire sur la famille des Juglandacées. *Ann. Sc. Nat.*, 4e sér., 18, 1862, p. 5-48.
Candolle (C. de). — *Juglandaceae*, in de Candolle, A. P., Prodomus systematis universalis regni vegetabilis. Part. 16. 2e sect. Paris, 1864, p. 134-146.
Candolle (C. de). — *Engelhardtia Oreomunnea* C.D.C. Une espèce remarquable du Costa Rica. *Bull. Soc. Bot.*, Genève, sér. 2, VI, 1914, p. 165-170.
Chadefaud (M.). — Histoire Naturelle, Librairie Delagrave, 1939.
Chapman (M.). — Carpel anatomy of the *Berberidaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 23, 1936, p. 340-348.
Chevalier (A.). — Monographie des Myricacées. *Mém. Soc. Nationale Sc. Nat.*, Cherbourg XXXII, 1900-1902, p. 85-340.
Chevalier (A.). — Variabilité et Hybridité chez les Noyers. Notes sur des *Juglans* peu connus, sur l'*Annamocarya* et un *Carya* d'Indochine. *Rev. Int. Bot. Appl.*, XXI, 1941, p. 477-509.
Chien P'ei. — The *Juglandaceae* of Eastern China. *Bot. Bull. Ac. Sinica*, 1, 3, 1947, p. 203-208.
Chouard (P.). — Morphogenèse, Tératogenèse et Evolution. La leçon de quelques exemples. *L'Année Biol.*, 3e sér., 28, 7-8, 1952, p. 243-269.
Chun (W. Y.). — Chinese economic trees. Shanghaï, 1921.
Chute (H. M.). — The morphology and anatomy of the achene. *Amer. Jour. Bot.*, 17, 1930, p. 703-723.
Condit (I. J.). — The structure and development of flowers in *Ficus carica*. *Hilgardia*, 6, 1932. p. 443-481.
Crane (H.) et Hardy (M. B.). — Interrelation between cultural treatment of pecan trees, the size and degree of filling of the nuts, and the composition of kernels. *Jour. Agri. Res.*, 49, 1934, p. 643-661.
Crane (H.), Hardy (M. B.), Dodge (F. N.) et Loomis (N. H.). — Effect of bagging on the drop of pecan clusters. *Amer. Soc. Hort. Sci. Proc.*, 32, 1935, p. 38-42.
Cross (G. L.). — The structure and development of the apical meristem in shoots of *Taxodium distichum*. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 66, 1939, p. 431.
Cross (G. L.). — Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria Japonica*. *Amer. Jour. Bot.*, 28, 1941, p. 573-582.
Cross (G. L.). — Structure of the apical meristem and development of foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*. *Ibid.*, 29, 1942, p. 288-301.
Cross (G. L.). — The shoot apices of *Athrotaxis* and *Taiwania*. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 70, 1943, p. 335.
Cross (G. L.). — A comparison of the shoot apices of the *Sequoias*. *Amer. Jour. Bot.*, 30, 1943, p. 130-142.
Cross (G. L.) et Johnson (T. L.). — Structural features of the shoot apices of diploid and colchicine-induced tetraploid strains of *Vinca rosea* L.. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 68, 1941, p. 618.
Cuzin (J.), Schwartz (D.) et Fandy (A.). — Origine et croissance de l'ébauche foliaire chez *Nicotiana Tabacum* L. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 232, 1951, p. 100-102.
Davey (A. J.). — Note on the structure of the epicotyl in *Juglans nigra*. *New Phyt.*, XXXIV, 1935, p. 201-210.
Depape (G.). — Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. *Ann. Sc. Nat.*, IV, 1922, p. 70-254.
Denmen (H.). — Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. *Amer. Jour. Bot.*, 34, 1947, p. 32-43.
Dode (L. A.). — Contribution à l'étude du genre *Juglans*. *Bull. Soc. Dendr. France*, 1906, p. 67-98, 1909, p. 22-50 et p. 165-215.
Dode (L. A.). — *Juglandaceae*, in Lecomte H., Flore générale de l'Indochine. Paris, 5, 1929, p. 922-932.

Source : MNHN, Paris

DODE (L. A.). — Juglandacées in Flore générale de l'Indochine. V., 1930, p. 9.
DOUGLAS (G. E.). — Studies in the vascular anatomy of the *Primulaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 23, 1936, p. 199-212.
EAMES (A. J.). — The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *Amer. Jour. Bot.*, 18, 1931, p. 147-188.
EAMES (A. J.). — Again : « The New Morphology ». *New Phyt.*, 50, 1, 1951, p. 17-35.
EAMES (A. J.) et MACDANIELS (L. H.). — An introduction to plan anatomy. New York, 1947.
EAMES (A. J.) et WILSON (C. L.). — Carpel morphology in the *Cruciferae*. *Amer. Jour. Bot.*, 15, 1928, p. 251-270.
ECKARDT (Th.). — Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynœceums. *Nova Acta Leopoldina*. N. F., 5, 1938, p. 3-112.
EGLER (E. F.). — The terminology of floral types. *Biologia*, 12, 2, 1951, p. 169.
EICHLER. — Blüthendiagramme. Leipzig, 1878.
EMBERGER (L.). — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les Végétaux vivants. Masson, Paris, 1944.
EMBERGER (L.). — Tige, racine, feuille, l'*Ann. Biol.*, 3e sér., 28, 5-6, 1952, p. 109-125.
ENGARD (C. J.). — Organogenesis in *Bubus*. *Res. Pubt. Univ. Hawaii*, n° 21, 1944.
ENGLER (A.). — *Juglandaceae* Engler-Prantl. : *Die natürl. Pflanzenfam*, III : t, 1889, p. 19.
ESAU (K.). — Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. *Bot. Rev.*, 9, 1943, p. 125-206.
FARDY (A.), SCHWARTZ (D.) et GUZIN (J.). — Structure et évolution cyto-histologique de l'apex chez *Nicotiana Tabacum L. C. R. Ac. Sc.*, Paris, 231, 1950, p. 1242-1243.
FERNALD (M. L.). — The inadequate basis of the name *Carya pecan*. *Rhodora*, 49, (583), 1947, p. 194-195.
FINCH (A. H.) et VAN HORN (C. W.). — The physiology and control of pecan nut filling and maturity. *Ariz. Agr. Expt. Sta. Tech. Bul.*, 1936, 62, p.
FISHER (M. J.). — The morphology and anatomy of the flower of *Saticaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 15, 1928, p. 307-326.
FOSTER (A. S.). — Cataphyll and foliage-leaf ontogeny in the black hickory. *Ibid.*, 19, 1932, p. 75-99.
FOSTER (A. S.). — The prophylt of *Carya Buckleyi*, *Ibid.*, 19, 1932, p. 710-728.
FOSTER (A. S.). — A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansara* (Sarg.). *Ibid.*, 22, 1935, p. 88-147.
FOSTER (A. S.). — Leaf differentiation in Angiosperms. *Bot. Rev.*, 2, 1936, p. 349-372.
FOSTER (A. S.). — Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.*, 5, 1939, p. 454-470.
FOSTER (A. S.). — Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. *Amer. Jour. Bot.*, 26, 1939, p. 372-385.
FOSTER (A. S.). — Further studies and zonal structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. *Amer. Jour. Bot.*, 27, 1940, p. 487-501.
FOSTER (A. S.). — Zonal structure of the shoot apex of *Dioon edule* Lindl. *Amer. Jour. Bot.*, 28, 1941, p. 557-564.
FOSTER (A. S.). — Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 68, 1941, p. 339.
FOSTER (A. S.). — Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC. *Amer. Jour. Bot.*, 30, 1943, p. 56-73.
FULLER (A. S.). — The nut culturists, New York, 1919.
GIFFORN (E. M. JR.). — The structure and development of the shoot apex of *Ephedra altissima* Desf. *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 70, 1943, p. 15.

Source : MNHN, Paris

Gifford (E. M.). — Structure and development of the shoot apex in certain woody Ranales. *Amer. Jour. Bot.*, 37, 1950, p. 595-611.
Gifford (E. M.). — Early ontogeny of the foliage leaf in *Drimys Winteri* var. *Chilensis*. *Amer. Jour. Bot.*, 38, 1951, p. 93-105.
Gifford (E. M.). — Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drimys Winteri* var. *Chilensis*. *Ibid.*, 38, 1951, p. 234-243.
Goebel (K.). — Organographie der Pflantzen. vol. 3 ; Samenpflanzen, Gustav Fischer, lena, 1933.
Grégoire (V.). — La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes. *Bull. Acad. R. Belgique*, Cl. Sc., 17, 1931, p. 1286-1302.
Grégoire (V.). — Données nouvelles sur la morphogenèse de l'axe feuillé dans les Dicotylées. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 200, 1935, p. 1127.
Grégoire (V.). — Les liens morphogénétiques entre la feuille et la tige dans les Dicotylées. *Ibid.*, p. 1349.
Grégoire (V.). — Les anomalies florales des *Primula* et la valeur du placenta central. *Ann. Soc. Sc.* Bruxelles, 60, 1935, p. 297.
Grégoire (V.). — Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. *Rec. Trav. bot. Néerl.*, 32, 1935, p. 453-466.
Grégoire (V.). — Sur l'origine prétendûment « Latérale » du carpelle dans les *Acacia*. *Ann. Soc. Sc.*, Bruxelles, 56, 1936, p. 68.
Grégoire (V.). — La morphogenèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *La Cellule*, XLVII, 3, 1938, p. 287-452, 252 fig.
Grelot (L.). — Sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées. *Ann. Soc. Nat.*, 8e sér., 5, 1897, p. 1-153.
Gunckel (J. E.) et Wetmore (R. H.). — Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith, and procambium. *Amer. Jour. Bot.*, 33, 1936, p. 285-295.
Hagerup (O.). — Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und *Coniferae*. *Biol. Medd.*, XI, 4, 1934, 83 p.
Hagerup (O.). — On the origin of some Angiosperms through the Gnetales and the *Coniferae*. III, The Gynaecium of *Salix cinerea*. *Ibid.*, XIV, 4, 1938, 34 p.
Hagerup (O.). — The morphology and biology of the *Corylus*-Fruit. D. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, *Biol. Medd.*, XVII, 6, 1942, 32 p.
Hammen (L. van der). — Traces of ancient dichotomies in Angiosperms (a contribution to our knowledge of Phyllospory and Stachyospory). *Blumea*, 6, 1, 1948, p. 290-301.
Handel-Mazzetti (H.). — *Rhoipteleaceae*, eine neue Familie der Monochlamydeen. *Feddles Rep.*, XXX, 1932, p. 75.
Hanf (M.). — Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. *Beih. Bot. Centralblatt Abt.* A., 54, 1935, p. 99-141.
Heer (O.). — Vortrag des Herrn Prof. O. Heer über die Wallnussbäume in Verhandl. Gesells. *Naturwiss*, 1858, p. 117-126.
Heer (O.). — Flora Tertiara Helvetia. III, Winterthur, 1859, 378 p.
Heimsch (Ch.). — *Alfaroa* pollen and generic relationships in the *Juglandaceae*. *Amer. J. Bot.*, 31, 8, 1944.
Heimsch (Ch.) et Wetmore (R. H.). — The significance of wood anatomy in the taxonomy of the *Juglandaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 26, 1939, p. 651-660.
Henrotin (M.). — Introduction à l'étude des bourgeons sériés : organographie des tiges dans le genre *Juglans*. *Bull. Soc. Bel.* Bruxelles, 1933, p. 65-86.
Henrotin (M.). — Anatomie de la tige et des bourgeons axillaires sériés dans le genre *Juglans*. *Lejeunia*, mém. n° 1, Liége, 1939.
Hickel (R.). — Note sur un gisement de végétaux pliocènes dans le Bas-Rhin. *Bull. Soc. Dendr., France*, 83, 1932, p. 43.

Source : MNHN, Paris

HICKEL (R.). — Sur deux gisements de plantes tertiaires dans le Bas-Rhin. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 194, 1932, p. 1009.

HJELMQVIST (H.). — Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferae*. Botaniska Notices *Suppl.* vol. 2, 1, Lund. 1948, p. 30-63.

HOLM (T.). — Morphological study of *Carya alba* and *Juglans nigra*. *Bot. Gaz.*, 72, 1921, p. 375-389.

HOOKER (J. D.). — *Juglandaceae*, in Flora of British India. Londres, 5, p. 594-597.

HSÜ (J.). — Structure and growth of the shoot apex of *Sinocalamus beecheyana* Mc Clure. *Amer. Jour. Bot.*, 31, 1944, p. 404-441.

HU (H. H.) et CHANEY (R. W.). — A miocene flora from Shantung Province, China. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 37, 1938, p. 237.

HUNT (W. H.). — A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel. *Amer. Jour. Bot.*, 24, 1937, p. 288-295.

HUTCHINSON (J.). — Families of flowering plants. Londres 1926.

ISBELL (C. L.). — Growth studies of the pecan. *Ala. Agr. Expt. Sta. Bul.*, 226, 1928, 68 p.

JOHNSON (M. A.). — Structure of the shoot apex of *Zamia*. *Bot. Gaz.*, 101, 1939, p. 189.

JOHNSON (M. A.). — Zonal structure of the shoot apex in *Encephalartos*, *Bowenia* and *Macrozamia*. *Bot. Gaz.*, 106, 1944, p. 26-33.

JOHNSON (M. A.). — On the shoot apex of the Cycads. *Torreya*, 44, 1945, p. 52.

JOSHI (A. C.). — Morphology of the stytar canal in Angiosperms. *Ann. Bot.*, Lond., 48, 1934, p. 967-974.

JOSHI (A. C.). — Floral Histogenesis and Carpel Morphology. *Jour. Indian Bot. Soc.*, 26, 1, 1947, p. 63-74.

JOXE (A.). — Sur l'ouverture des fruits indéhiscents, à ta germination. Thèse Masson, Paris, 1912, p. 257-375.

JUST (Th.). — Origine et Evolution de la fleur. *L'Ann. Biol.*, 3e sér., 28, 5-6, p. 136-143.

KARSTEN (G.). — Ueber die Entwickelung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandaceen. *Flora*, 90, 1902, p. 316-333.

KASAPLIGIL (B.). — Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 25, 3, 1951, p. 115-240.

KAUSSMANN (B.). — Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. *Bot. Arch.*, 42, 1941, p. 503-572.

KEMP (M.). — Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* Torr. 1. The vegetative apex of the megasporange tree. *Amer. Jour. Bot.*, 30, 1943, p. 504-517.

KERSHAW (E. M.). — The structure and development of the ovule of *Myrica gale*. *Ann. Bot.*, London, XXIII, 1909, p. 353-362.

KERSHAW (E. M.). — Further observations on the structure of the ovules of *Myricaceae* and allied groups. *Ibid.*, p. 692.

KIRCHHEIMER (F.). — Bau und botanische Zugehörigkeit von Pflanzenresten aus deutschen braunkohlen. *Bot. Jb. Syst.*, 67, 1935, p. 37.

KIRCHHEIMER (F.). — Ein Beitrag zur Kenntnis der Alttertiärflora des Harzvorlandes. *Planta*, 27, 1938, p. 615.

KIRCHHEIMER (F.). — Ueber *Antweilerla* und andere Gattungen der Juglandaceen. *Ibid.*, 39, 1951, p. 527-541.

KIRCHHEIMER (F.). — Das alter des Tertiärs im Graben von Antweiler (Rheinland). *Neues Jb. Geol. Paläontol. Mh.*, 8, 1951, p. 233-245.

KOIDZUMI (G.). — On the classification of *Juglandaceae*. *Acta Phytotaxon. et Geobot.*, VI, 1937, p. 1-17.

KOORDERS (S. H.). — *Juglandaceae*, in Exkursionflora von Java. *Jena*, 2, 1912, p. 49-53.

KOORDERS (S. H.) et VALETON (Th.). — *Juglandaceae*, in Bijdrage no. 5 tot de kennis der boomsoorten op Java. *Meded.'s Lands Plantent.* 33, 1900, p. 161-177.

Source : MNHN, Paris

KORODY (E.). — Studien am Spross-Vegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa und Pinus montana*. *Beitr. Biol., Pfl.*, 25, 1937, p. 23.
KOZO-POLJANSKI (B.). — On some « third » conceptions in floral morphology. *New Phytol.*, 35, 1936, p. 479-492.
KRONFELD (M. V.). — Beiträge zur Kenntnis des Walnuss (*Juglans regia* L.). *Bot. Jahrb.*, Engler, 9, 1888, p. 280-304.
KUANG (K. Z.). — Genus novum Juglandacearum ex Austro-Oriental Yunnan. *Icouographia Florae Sinicae*, 1, p. 1-3, Pl. 1.
LAM (H. J.). — A new system of the cormophyta. *Blumea*, VI, 1, 1947-1948, p. 282-289.
LAM (H. J.). — Classification and the New Morphology. *Acta biotheor.*, 8, 1948, p. 107-154.
LAM (H. J.). — L'évolution des plantes vasculaires. *L'Année Biologique*, 3e Sér. 28, 5-6, 1952, p. 57-84.
LANGDON (L. M.). — Embryogeny of *Carya* and *Juglans*, a comparative study. *Bot. Gaz.*, 96, 1934, p. 93-117.
LANGDON (L. M.). — Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the *Fagaceae and Juglandaceae*. *Bot. Gaz.*, 101, 1939, p. 301-327.
LAWALRÉE (A.). — Histogenèse florale et végétative chez quelques Composées. *La Cellule*, 52, 1948, p. 215-294.
LECOMTE (H.). — Une Juglandacée du genre *Carya* en Indochine. *Bull. Mus.*, Paris, XXVII, 1921, p. 437-440.
LEE (S. C.). — Forest Botany of China, 1935.
LEÓM JORGE. — *Alfaroa Manniugü*, una nueva *Juglandacea* de Costa Rica. *Ceiba*, 4, 1953, p. 42-47.
LEROY (J. F.). — De la morphologie florale et de la classification des *Myricaceae*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 229, 1949, p. 1162.
LEROY (J. F.). — Note sur les Noyers (*Carya* et *Annamocarya*) sauvages d'Indochine. *Rev. Int. Bot. Appl.*, n° 333-334, 1950, p. 425-428.
LEROY (J. F.). — De l'existence d'un tube micropylaire tégumentaire chez une Juglandale et de l'origine des Angiospermes. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 230, 1950, p. 857.
LEROY (J. F.). — Contre la théorie généralisée des Carpelles-sporophylles. I. Une structure singulière d'axe invaginé et de placentation caulinaire chez *Annamocarya* A. Chev. (*Juglandaceae*). *Ibid.*, Paris, 232, 1951, p. 432-434.
LEROY (J. F.). — II. Phylogénie structurale de la placentation dans le groupe *Juglans-Carya* (*Juglandaceae*), *Ibid.*, Paris, 232, 1951, p. 1007-1009.
LEROY (J. F.). — La théorie généralisée des carpelles-sporophylles et la fleur des Juglandales. III. Discussion et Conclusions. *Ibid.*, 233, 1951, p. 1214.
LEROY (J. F.). — Le Pacanier [*Carya illinoensis* (Wang) K. Koch.]. Morphobiologie florale. Fructification. I. Bourgeons et Inflorescences. Biologie du développement. *Fruits*, 6, 1, 1951, p. 6-14.
LEROY (J. F.). — II. Développement floral et post-floral. Ses rapports avec les conditions culturales. *Fruits*, 6, 7, 1951, p. 267-279.
LEROY (J. F.). — Pour la réhabilitation du genre *Oreomunnea* Oerst. (Juglandacée). *Bull. Mus.*, 2e sér. XXIII, 1951, p. 126.
LEROY (J. F.). — Salicacées in Flore Générale de Madagascar. (Dir. H. Humbert), 1952.
LEROY (J. F.). — Débat sur *Annamocarya*. *Rev. Int. Bot. Appl.*, XXXII, 1952, p. 289.
LEROY (J. F.). — Les *Juglandicarya* de l'Eocène inférieur et l'*Annamocarya* actuel. *Ibid.*, p. 586.
LEROY (J. F.). — La structure du bois d'*Annamocarya*. Notes sur le bois des Noyers et autres Juglandacées. *Ibid.*, XXXIII, 1953, p. 216-220.
LEROY (J. F.). — Notes géographiques sur les Noyers tropicaux (*Juglans et Carya*). *Ibid.*, p. 221-235.

Source : MNHN, Paris

LEROY (J. F.). — La transformation de l'apex végétatif en apex floral (ou inflorescentiel) chez les Dicotylédones. A propos d'une note de M. R. Buvat. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 236, 1953, p. 1375.

LOUIS (J.). — L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. *La Cellule*, 44, 1935, p. 85-172.

LUBBOCK (Sir John). — On the fruit and seed of the *Juglandaceae*. *Jour. Linn. Soc. Bot.*, Londres, 28, 1891, p. 247-254.

LUDWIG (R.). — Fossile Pflanzen aus der ältesten Abtheilung der Rheinisch-Wetterauer Tertiär-Formation in Dunker und Meyer, *Paleontographica*. 3, 1860, p. 133-140.

MAC DANIELS (L. H.). — The morphology of the apple and other pome fruits. *Cornell Univ. Agric. Exp. Station*, memoir 230, 1940, 32 p.

MÄDLER (K.). — Die pliozäne Flora von Frankfurt a. M. *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 446, 1939, p. 1-204.

MAJUMDAR (G. P.). — The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. *Ann. Bot.*, Lond., n.s., 6, 1942, p. 49.

MAJUMDAR (G. P.). — Some aspects of anatomy in Modern Research. 32 *nd. Indian Science Congress*, Nagpur, 1945.

MANGENOT (G.). — Systématique des Angiospermes. *Centre Doc. Univ.*, Paris, 1945.

MANGENOT (G.). — L'évolution de l'ovule, du pistil et du fruit. *L'année Biol.*, 28, 7-8, 1952, p. 149-162.

MANNING (W. E.). — The types of stigmas in the *Juglandaceae*. *Amer. Journ. Bot.*, 25, 1938, *Suppl.*

MANNING (W. E.). — The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. I. The inflorescence. *Ibid.*, 25, 1938, p. 407-419.

MANNING (W. E.). — II. The pistillate flowers and fruit. *Ibid.*, 27, 1940, p. 839-852.

MANNING (W. E.). — III. The staminate flowers. *Ibid.*, 35, 1948, p. 606-621.

MANNING (W. E.). — The genus *Carya* in Mexico. *Jour. Arn. Arb.*, XXX, 1949, p. 425-432.

MANNING (W. E.). — The genus *Alfaroa*. *Bull. Torr. Bot. Club*, 76, 1949, p. 196-209.

MANNING (W. E.) et HJELMQVIST (H.). — *Annamocarya*, *Ramphocarya* and *Carya sinensis*. *Bot. Not.*, 4, 1951, p. 319-330.

MARTY (P.). — Florule stampienne de Ravel et de Lezoux (Puy-de-Dôme). *Bull. Soc. Géol.*, France, (4), XXIX, 1929, p. 17-30.

MASTERS (M. T.). — Vegetable Teratology. London, 1869.

MAURI (N.). — Contribution à l'étude et à la classification des variétés de Pacanier. *Ann. Inst. Agr.*, Algérie, IV, 2, 1948, p. 1-43.

MC COY (R. W.). — Floral organogenesis in *Frasera carotinensis*. *Amer. Jour. Bot.*, 27, 1940, p. 600-609.

MC KAY (J. W.). — Embryology of pecan. *Jour. Agr. Res.*, 74, 9-10, 1947, p. 263-283.

MECHAN (T.). — Laws of sex in *Juglans nigra*. *Proceed. Acad. Nat. Sc.*, Philadelphia, 1873, p. 290-291.

MECHAN (T.). — Evolution in hickories. *Acad. Nat. Sci. Phil. Proc.*, 1900, p. 345-346.

MERRILL (E. D.). — A living Metasequoia in China. *Science* (Lancaster, Pa), 107, 1948, p. 140-141.

MILLER (H. A.) et WETMORE (R. H.). — Studies in the developmental anatomy of *Phlox Drummondii* Hook. III. The apices of the mature plant. *Amer. Jour. Bot.*, 33, 1946, p. 1-10.

MILLINGTON (W. F.) et GUNCKEL (J. E.). — Structure and development of the vegetative shoot tip of *Liriodendron tulipifera* L., *Amer. Jour. Bot.*, 37, 1950, p. 326-335.

Source : MNHN, Paris

MITRA (G. C.). — The origin, development, and morphology of the ochrea in *Polygonum orientale* L., *J. Ind. Bot. Soc.*, 24, 1945, p. 191.
NAGEL (K.). — Studien über die Familie der Juglandaceen. *Engl. Bot. Jahrb.*, 50, 1914, p. 459-530.
NAST (C. G.). — Morphological development of the fruit of *Juglans regia*. *Hilgardia*, 9, 1935, p. 345-362.
NAST (C. G.). — Embryogeny and seedling morphology of *Juglans regia* L. *Lilloa*, 6, 1941, p. 163-205.
NAST (C. G.) et BAILEY (I. W.). — Morphology and relationships of Trochodendron and Tetracentron. II. Inflorescence, flower and fruit. *Jour. Arn. Arb.*, 26, 1945, p. 267-276.
NAWASCHIN (S.). — Ein neues Beispiel der Chalazogamie. *Bot. Centralb.*, 63, 1895, p. 353-357.
NEKRASSOWA (V.). — Review of the *Juglandaceae* of the U.S.S.R., *Jour. Arn. Arb.*, XI, 1930, p. 1-7.
NEWMAN (I. W.). — Studies in Australian Acacias. II. *Jour. Linn. Soc. Bot.*, 49, 1933, p. 145 ; 111 ; *Proc. Linn. Soc., N.S.W.*, 59, 1934, p. 237 ; IV. *Ibid.*, 61, 1936, p. 56.
NEWMAN (L. W.). — Ontogeny of the Angiospermic Carpel. *Nature*, 137, 1936, p. 70.
NICKELL (L. G.). — Heteroplastic grafts. *Science*, 108, 1948, p. 389.
NICOLOFF (M.). — Sur le type floral et le développement du fruit des Juglandées. *Jour. Bot.*, Paris, 18, 1904, p. 134-152 ; p. 280-285 ; 19, 1905, p. 63-68 ; p. 69-84.
NITSCH (J. P.). — Growth and development *in vitro* of excised ovaries. *Amer. Jour. Bot.*, 1951, p. 566-577.
OERSTED (A. S.). — Plantae novae centroamericanae, *Vidensk. Medd. Kjöb.*, 1856, 3-7, p. 33-36.
OERSTED (A. S.). — Bidrag til Kundskabom Valnödplanterne. *Ibid.*, 1870, p. 159-174.
OZENDA (P.). — La nature morphologique du carpelle. *La rev. Scient.*, 84, 1946, p. 393-404.
OZENDA (P.). — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Jouve et Cie, Paris, 1949, 183 p.
PARMENTIER (P.). — Recherches anatomiques et taxinomiques sur les Juglandacées. *Rev. Gén. Bot.*, 23, 1911, p. 341-364.
PARMENTIER (P.). — Les noyers et les *Carya* en France. Paris, Vigot, 1912.
PAYER (J. B.). — Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris, 1857.
PÉLISSIER (F.). — Recherches ontogénétiques sur l'appareil vasculaire des feuilles des Dicotylédones. Thèse pharmacie, Marseille, 1945.
PÉLISSIER (F.). — La signification du point nodal initial au cours de l'édification de l'appareil vasculaire chez les feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, 222, 1946, p. 676-678.
PHILIPSON (W. R.). — Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots. *Jour. Linn. Soc. Bot.*, 53, 1947, p. 187-193.
PHILIPSON (W. R.). — The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev.*, 24, 1949, p. 21-50.
PITARD (J.). — Anatomie des pédoncules floraux. Thèse, Paris, 1889.
PLANTEFOL (L.). — Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial. *Rev. Gen. Bot.*, 54, 1947, p. 49-80.
PLANTEFOL (L.). — Fondement d'une théorie phyllotaxique nouvelle ; la théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat.*, 1946-1947.
PLANTEFOL (L.). — Fondements d'une théorie florale nouvelle. L'ontogénie de la fleur. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, IIe sér., IX, 1948, p. 35-186.
POPHAM (R. A.). — Developmental Plant Anatomy, Columbus, Ohio, 1952.
POPHAM (R. A.) et CHAN (A. P.). — Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium*. *Am. J. Bot.*, 39, 1952, p. 329-339.
PRÉVOT (P. C.). — La néoformation des bourgeons chez les végétaux. *Mém. Soc. Roy. Sc.*, Liège, sér. IV, 3, 1939, p. 175-342.

Source : MNHN, Paris

PURI (V.). — Studies in floral anatomy. I. Gyneaceum constitution in the *Cruciferae*. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, XIV, 1942, p. 166-187. VI. Vascular anatomy of the flower of *Crataeva religiosa* Forst., with special reference to the nature of the carpels in the *Capparidaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 37, 1950, p. 363-370.

PURI (V.). — The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Bot. Rev.*, 17, 1951, p. 471-553.

PURI (V.). — Placentation in Angiosperms. *Bot. Rev.*, 18, 9, 1952, p. 603-651.

REECE (P. C.) — The floral anatomy of the Avocado (*Persea americana*). *Amer. Jour. Bot.*, 26, 1939, p. 429-433.

REEVE (R. M.). — Structure and growth of the vegetative shoot apex of *Garrya elliptica* Dougl. *Amer. Jour. Bot.*, 29, 1942, p. 697-711.

REEVE (R. M.). — Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. *Ibid.*, 30, 1943, p. 608-619.

REEVE (R. M.). — The « tunica-corpus » concept and development of shoot apices in certains Dicotytedons. *Ibid.*, 35, 1948, p. 65-75.

REEVE (R. M.). — Late embryogeny and histogenesis in *Pisum*. *Ibid.*, 1948, p. 591-602.

REHDER (A.). — Manual of cultivated trees and shrubs, New York, 1927.

REHDER (A.) et WILSON (E. H.). — *Juglandaceae* in Sargent, *Plantae Wilsonianae*, III, Cambridge Mass., 1917, p. 180-188.

REID (Cl.) et REID (E. M). — The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeelingen van de Rijksopsporing van Delfstoffen, 6, 1915, p. 1.

REID (E. M.) et CHANDLER (M. E. J.). — *Juglandaceae* in The London Clay Flora. Londres, 1933, p. 132-146.

ROCEN (T.). — Zur Embryologie der Centrospermen. *Diss. Uppsala*, 1927.

ROUFFA (A. S.) et GUNCKEL (J. E.). — A comparative study of vegetative shoots apices in the *Rosaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 38, 1951, p. 290-300.

ROUFFA (A. S.) et GUNCKEL (J. E.). — Leaf initiation, origin and pattern of pith development in the *Rosaceae*. *Amer. Jour. Rot.*, 38, 1951, p. 301-307.

ROWLEE (W. W.) et HASTINGS (G. T.). — The seed and seedling of some *Amentiferae*. *Bot. Gaz.*, 26, 1898, p. 349-353.

SALISBURY (E. J.). — On the Morphology and Ecology of *Ranunculus parviflorus* L. *Ann. Bot.*, Lon., 45, 1931, p. 539-578.

SAPORTA (G. DE). — La végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér., 5, tV, 1865, p. 5-264.

SASS (J. E.). — The initiation and development of foliar and floral organs in the Tulip. *Iowa State Coll. Jour. Sci.*, 18, 1944, p. 447-456.

SATINA (S.) et BLAKESLEE (A. F.). — Periclinal chimeras in *Datura Stramonium* in relation to development of leaf and flower. *Amer. Jour. Bot.*, 28, 1941, p. 862-871.

SATINA (S.) et BLAKESLEE (A. F.). — Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development of the carpel. *Ibid.*, 30, 1943, p. 453-462.

SATINA (S.), BLAKESLEE (A. F.) et AVERY (A. G.). — Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. *Amer. Jour. Bot.*, 27, 1940, p. 895-905.

SAUNNERS (E. R.). — A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the gynoecium in the Rhoedales, the Orchidales and other families. *Ann. Bot.*, 37, 1923, p.

SAUNDERS (E. R.). — On carpel polymorphism. I. *Ann. Bot.*, 39, 1925, p. 123-167.

SCHMIDT (A.). — Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, 8, 1924, p. 345-404.

SCHOPF (J. M.). — Should there be a living Metesequoia ? *Science*, (Lancaster, Pa), 107, 1948, p. 344-345.

Source : MNHN, Paris

SCHÜEPP (O.). — Meristeme. Handl. d. Pflanzenanatomie. Bd 4, 2, Berlin, 1926.
SCOTT (R. A.). — Status of an asiatic member of the *Juglandaceae* regarded as a « living fossil ». *Am. Journ. Bot.*, 1953, p. 666-669.
SHARMAN (B. C.). — A periclinal division in the « dermatogen » at the tip of the Maize growing point. *Nature*, 146, 1940, p. 778.
SHUHART (D. V.). — The morphological differenciation of the pistillate flowers of the pecan. *Jour. Agric. Res.*, 34, 7, 1927, p. 687-696.
SHUHART (D. V.). — Morphology and anatomy of the fruit *Hicoria pecan*. *Bot. Gaz.*, 93, 1932, p. 1-20.
SIFTON (H. B.). — Developmental morphology of vascular plants. *New phytol.*, 43, 1944, p. 87-129.
SMITH (F. H.) et SMITH (E. C.). — Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *Amer. Jour. Bot.*, 29, 1942, p. 464-471.
SNOW (M.) et SNOW (R.). — Experiments on phyllotaxis. I. — The effects of isolating a primordium. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, B., 221, 1931, p. 1-43.
SNOW (M.) et SNOW (R.). — The determination of axillary buds. *New Phytol.*, 4, 1942, p. 13-22.
SPORNE (K. R.). — A new Approach to the Problem of the Primitive Flower. *Ibid.*, 48, 1949, p. 259-276.
SPORNE (K. R.). — Statistics and the evolution of Dicotyledons. *Evolution*, VIII, 1, 1954, p. 55-64.
SPROTTE (K.). — Untersuchungen Ueber Wachstum und Nervatur der Früchtblättern. *Bot. Arch.*, 40, 1940, p. 463-506.
STANDLEY (P. C.). — *Alfaroa*, a new genus of trees of the family *Juglandaceae* from Costa Rica. *Jour. Wash. Acad. Sci.*, 17, 1927, p. 77.
STANDLEY (P. C.). — The American species of *Engelhardtia*. *Tropical Woods*, 12, 1927, p. 12.
STEBBINS (G. L. Jr.). — Natural Selection and the Differenciation of Angiosperm families. *Evolution*, 5, p. 299-324.
STEBBINS (G. L. Jr.). — Variation and Evolution in Plants. 1 vol., Oxford University Press, 1950.
STERLING (C.). — Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens*. III. Cytological aspects of vascularization. *Amer. Jour. Bot.*, 33, 1946, p. 35-45.
STERN (W. L.). — The comparative anatomy of the xylem and the phylogeny of the *Julianiaceae*. *Ibid.*, 39, 1952, p. 220-229.
STUCKEY (H. P.). — The two groups of varieties of the *Hicoria pecan* and their relation to self-sterility. *Ga. Agr. Expt. Sta. Bul.*, 124, 1916, p. 127-148.
SWAMY (B. G. L.). — Further contributions to the morphology of the *Degeneriaceae*. *Jour. Arn. Arb.*, 30, 1949, p. 10-38.
TEPFER (S. S.). — Floral Anatomy and Ontogeny in *Aquilegia farmosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Un. Cal. Publ. Bot.*, 25, 7, 1953, p. 513-648.
THOMAS (H. H.). — The nature and origin of the stigma. *New Phytol.*, 33, 1934, p. 173-198.
THOMAS (H. H.). — The History of Plant form. *Advancement of Science*, 4, 15, 1947, p. 243-254.
THOMPSON (J. McL.). — Developmental morphology and its bearing on systematic physiology. *Rep. Brit. Ass. Adv. Sci.*, Liverpool, 1923, p. 490-491.
THOMPSON (J. McL.). — A study in advancing Sterility with special reference to the leguminous Gynœcinm. *Publ. Hartley Bot. Lab. Univ.*, Liverpool, n° 6, 1929, p. .
THOMPSON (J. McL.). — A study of advancing sterility. The theory of the Leguminous *Strobilous*. *Ibid.*, n° 7, 1931, p. .
THOMPSON (J. McL.). — The theory of Scitaminean flowering. *Ibid.*, n° 11, 1933, p. .

Source : MNHN, Paris

THOMPSON (J. McL.). — The state of flowering known as Angiospermy. *Ibid.*, n° 12, 1934, p.

THOMPSON (J. McL.). — Ontogeny of the Angiospermic Carpel. *Nature*, 137, 1936, p. 459.

THOMPSON (J. McL.). — Towards a modern physiological interpretation of flowering. *Proc. Linn. Soc.*, London, Session 156, 1944, p. 46.

THOMSON (B. F.). — The floral morphology of the *Caryophyllaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, 29, 1942, p. 333-349.

THOR (C. J. B.) et SMITH (C. L.). — A physiological study of seasonal changes in the composition of the pecan during fruit development. *Jour. Agr. Res.*, 50, 1935, p. 97-121.

TROLL (W.). — Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. *Planta*, 6, 1928, p. 255-276.

TROLL (W.). — Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. *Ibid.*, 14, 1931, p. 1-18.

TROLL (W.). — Die morphologische Natur der Karpelle. *Chronica Botanica*, 5, 1, 1939, p. 38-41.

TUKEY (H. B.). — Growth of the peach embryo in relation to growth of fruit and season ripening. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 30, 1933, p. 209-218.

TUKEY (H. B.). — Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening. *Ibid.*, 31, 1934, p. 125-144.

TUKEY (H. B.). — The occurence of apple blossoms with prolonged central axes and its bearing upon flower morphology. *Amer. Soc. Hort. Sci. Proc.*, 35, 1938, p. 117-118.

UNRUH (M.). — Die morphologische Bedeutung des Karpells. Ein kritischer sammelbericht. *Beitr., z., Biol. d. Pfl.*, 26, p. 90-124.

VAN TIEGHEM (P.). — Anatomie de la fleur femelle et du fruit du noyer. *Bull. Soc. Bot., France*, 16, 1869, p. 412-419.

VAN TIEGHEM (P.). — Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris, 1871.

VAN TIEGHEM (P.). — Remarques sur la fleur femelle des Charmes, des Aulnes et des Pacaniers. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. IX, 3, 1906, p. 369-374.

VIDAL (L.). — Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. Thèse, Paris, 1900.

WAROLAW (C. W.). — Experimental investigations of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, B., 232, 1947, p. 343-384.

WARDLAW (C. W.). — The comparative investigation of apices of vascular plants by experimental methods. *Ibid.*, 234, 1950, p. 583-604.

WARDLAW (C. W.). — Morphogenesis in Plants. Methuen's monographs on biological subjects. 1951, 176 p.

WETMORE (R. H.). — Leaf-stem relationships in the vascular plants. *Torreya*, 43, 1943, p. 16-28.

WETMORE (R. H.) et WARDLAW (C. W.). — Experimental morphogenesis in vascular Plants. *Ann. Rev. of Plant Physiol.*, 11, 1951, p. 269-292.

WETTSTEIN (R. R. V. W.). — Handbuch der systematischen Botanik Bd 2. Leipzig und Vienna, 1924.

WILSON (C. L.). — The telome theory. *Bot. Rev.*, 19, 7, 1953, p. 417-437.

WOODROOF (J. G.). — The development of pecan buds and the quantitative production of pollen. *Ga. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 144, 1924, p. 134-161.

WOODROOF (J. G.). — Studies of the staminate inflorescence and pollen of *Hicoria* pecan. *Jour. Agric. Res.*, 40, 1930, p. 1059-1104.

WOODROOF (J. G.) et WOODROOF (N. C.). — Fruit-bud differenciation and subsequent development of the flowers in the *Hicoria pecan*. *Jour. Agric. Res.*, 33, 7, 1926, p. 677-685.

WOODROOF (J. G.) et WOODROOF (N. C.). — The development of the pecan nut (*Hicoria pecan*) from flower to maturity. *Ibid.*, 34, 1927, p. 1049-1063.

Source : MNHN, Paris

WOODROOF (J. G.), WOODROOF (N. C.) et BAILEY (J. E.). — Unfruitfulness of the Pecan. *Ga. Expt. Sta. Bul.*, 148, 1928, 40 p.

WOODROOF (N. C.). — Development of the embryo sac and young embryo of *Hicoria pecan*. *Amer. Jour. Bot.*, 15, 1928, p. 416-421.

WOODWORTH (R. H.). — Meiosis of microsporengenesis in *Juglandaceae*. *Ibid.*, 17, 1930, p. 863-869.

ZARUBIN (A.). — Un Noyer remarquable. *J. Bot.*, U.R.S.S., 34, 3, 1949, p. 298-302.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

Sections transversales dans une fleur ♀ de *Juglans regia* ayant 6 mm de diamètre.

Fig. 1. — Cordons placentaires vers le niveau de la base de la loge. Les faisceaux forment deux ensembles disposés de part et d'autre du plan sutural. Les trachées (t) sont à l'intérieur. On décèle encore nettement dans le cordon de droite les deux arcs originels qui sont fusionnés dans le cordon de gauche. On se reportera aux dessins schématiques donnés dans le texte pour comprendre comment se constituent ces cordons (× 80).

Fig. 2. — Détails des tissus limitant et occupant la loge à un niveau supérieur au précédent. C'est la région toute proche d'une commissure (vers le bas à droite) : P_1 représente la paroi ovarienne ; P^2 le parenchyme interne de cette paroi ; P_2 le parenchyme de bordure de la cloison. Entre P et P_2 il y a une ligne de séparation nette qui marque la scission parenchymateuse qui s'élargira en loge. En P les cellules de même type que dans les tissus P_1 et P_2 sont cependant remarquablement étirées dans un plan parallèle à celui de la cloison primaire indiquée en haut, à droite, par un trait noir. Les placentaires se trouvent en dehors du champ de la photo, en haut et à droite. La couche de cellules de P_1 contiguë à P_2 se différencie et limite la partie pariétale qui se sclérifiera. Se reporter à la figure 14 pour situer ces tissus dans l'ensemble (× 270).

EXPLICATION DE LA PLANCHE II.

Fig. 3. — Section longitudinale suivant le plan sutural (antéro-postérieur) dans une fleur ♀ mûre chez *Juglans regia*. Les traits a', b', c', d' indiquent les niveaux des sections transversales représentées plus loin (Pl. VIII et IX). pp, paroi ovarienne ; pr, parenchyme de remplissage ; c, corne du parenchyme de remplissage ; o, ovule avec sac embryonnaire ; t_1, tégument entourant complètement le nucelle ; d_2, faisceau dorsal d'un carpelle (× 25).

Fig. 4. — Section longitudinale dans une jeune fleur ♀ chez *Juglans regia*. Stade précédant l'initiation tégumentaire. c, carpelle ; t, trachées ; a, méristème apical formant mamelon ; m, élargissement de la partie sous-jacente au mamelon ; s, plancher méristématique d'un sinus (× 90).

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

Section longitudinale d'une très jeune fleur ♀ chez *Juglans regia* (stade des primordiums carpellaires).

Fig. 5. — Vue d'ensemble : les primordiums carpellaires (c) forment deux protubérances entièrement méristématiques fondues avec la zone méristématique de l'apex en dôme. Une trace procambiale (p) relie cette aire méristématique à la stèle basale où des trachées (t) sont différenciées. Le système conducteur de la bractée (B) et de l'involucre (b) possède des trachées différenciées (× 68).

Fig. 6. — Région du méristème apical et de la trace procambiale à un fort grossissement (× 275).

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV.

Sections transversales dans de jeunes fleurs ♀ chez *Juglans regia* (× 35).

Fig. 7. — Stade et niveau des primordiums carpellaires avant l'apparition du macrosporange. Stade correspondant sensiblement à celui des figures 5 et 6 (pl. III).

Fig. 8. — Stade des ébauches carpellaires où se marque un arc procambial, peu visible ici.

Source : MNHN, Paris

Fig. 9. — *Idem*, mais à un niveau passant vers le sommet de la fleur et montrant que l'enveloppe florale entoure complètement les carpelles qu'on aperçoit au centre.

Fig. 10. — *Idem*, mais section passant par la base du mamelon axial (à ce niveau seuls deux sinus, f, représentent des vides).

Fig. 11. — *Idem*, mais à un niveau un peu au-dessus, passant par le sommet du mamelon central.

Fig. 12. — Stade plus avancé montrant le développement des papilles stigmatiques (comparer avec fig. 8 précédente). B, bractée ; b, braetéoles ; s, sépales ; c, carpelles ; i, papilles stigmatiques ; f, sinus loculaires ; a, mamelon central.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V.

Sections transversales dans de jeunes fleurs ♀ chez *Juglans regia*.

Fig. 13. — Même fleur que fig. 12 (pl. IV), mais niveau bien au-dessous. On distingue à l'intérieur de l'involuere les quatre sépales et les deux carpelles, mais aussi deux appendices surnuméraires (e) vascularisés (× 35).

Fig. 14. — *Idem*, mais à un niveau un peu au-dessous montrant encore un autre appendice surnuméraire (× 35).

Fig. 15. — *Idem*, à un niveau encore inférieur et à plus fort grossissement ; les deux sinus loculaires apparaissent nettement (× 85).

Fig. 16. — Stade (plus avancé) de l'ébauche tégumentaire ; encore des appendices surnuméraires (× 35).

Fig. 17. — *Idem*, mais au niveau de l'ébauche tégumentaire, laquelle forme un croissant autour du nucelle (× 85). A droite du nucelle, noter l'existence d'une indentation marquant la suture dorsale et prolongeant la gouttière stylaire (cf. Pl. V, 14).

Fig. 18. — *Idem*, niveau vers la base du funicule ; le croissant tégumentaire est presque fermé (× 85).

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI.

Sections transversales dans de jeunes fleurs ♀ chez *Juglans regia* (× 35).

Fig. 19. — Un peu au-dessous du funicule ; les faisceaux dorsaux (d) se voient bien. Comparer cette figure avec la fig. 10 (Pl. IV) exécutée à un même grossissement.

Fig. 20. — A travers les stigmates : remarquer les arcs conducteurs très apparents et les papilles stigmatiques. Noter la présence, là encore, de quatre appendices surnuméraires (e).

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII.

Sections longitudinales suivant les plans médio-transverse et antéro-postérieur d'une jeune fleur ♀ chez *Juglans regia* vers l'époque de la pollinisation. Le tégument n'entoure pas complètement le nucelle et des traces procambiales y sont présentes dans la partie inférieure (× 65).

Fig. 21. — Plan de la cloison secondaire montrant comment sont disposés les deux sinus loculaires avant que naisse la cloison secondaire. Sous ces sinus les plages sombres (s) représentent le parenchyme sutural. Sur une coupe dans un plan parallèle voisin, ces plages de parenchyme sutural ne sont plus visibles.

Fig. 22. — Plan de la cloison primaire montrant le dessin des traces procambiales placentaires, et leur réeurrence basale. t, trachées ; l, sinus loculaire : P, placentaires.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII.

Sections transversales d'une fleur ♀ chez *Juglans regia* à l'époque de la maturité du sac embryonnaire ; f, sinus loculaire ; s, parenchyme sutural ; p, cordons placentaires ; d, faisceaux dorsaux ; m, aires méristématiques à l'extrémité des sinus ; pr, parenchyme de remplissage ; st, stèle funiculaire ; pp. parenchyme pariétal (× 35).

Fig. 23. — Niveau *a* de la figure 3 (pl. II).

Fig. 24. — Niveau *b* de la figure 3 (pl. II).

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX.

Sections transversales faisant suite aux précédentes dans la même fleur de *J. regia*. P, cordons placentaires ; c, corne de parenchyme de remplissage ; fu, funicule (× 35).

Fig. 25. — Niveau e de la figure 3 (pl. II).

Fig. 26. — Niveau *d* de la figure 3 (pl. II). C'est le niveau de base de l'isolement du tégument par rapport au nucelle.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X.

Fig. 27. — Section longitudinale médiane dans le plan de la cloison primaire chez *Carya cordiformis*, montrant le type cupulaire de la vascularisation du brou et l'existence de faisceaux stylaires dans ce plan. C'est ici l'extrême base du style ; les lobes de l'enveloppe florale ne s'isolent que beaucoup plus haut.
a, faisceau stylaire ; b, faisceau du cycle externe ; c, faisceau récurrent du cycle interne ; p, lame de parenchyme interne du brou.

Fig. 28. — Section longitudinale dans une fleur ♀ mûre de *Pterocarya fraxinifolia*. La stèle funiculaire traverse une couche épaisse de parenchyme située entre l'ovule et la cloison proprement dite. Dans la cavité ovarienne des ruptures sont intervenues entre parenchyme de bordure et parois ovariennes. On aperçoit dans le nucelle le sac embryonnaire.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI.

Fig. 29. — *Ramphocarya integrifoliolata* Kuang = *Annamocarya sinensis* (Dode) J. F. Ler. Illustration et légende dues à Kuang.

A, Folium. B, Amenta mascula matura, C, Flos masculus a latere visus. D, Eadem a dorso visus. E, Stamen. F, Ramulus novellus cum amenta mascula. G, Ramulus longitudinaliter sectus. H, Ramulus novellus cum spica feminea. I, Flores feminei. J, K, L, Fructus. M, Nux a latere visa. N, Eadem a dorso visa. O, Eadem a basi visa. P, Nux longitudinaliter secta. Q, Eadem cum embryone remota. R, Nucis pars inferiora transverse secta. S, Nucis pars superiora transverse secta. S, Nucis pars superiora transverse secta.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XII.

Sections transversales dans une fleur ♀ de *Pterocarya fraxinifolia* à l'époque de la fécondation (× 35).

Fig. 30. — Vers la base de la fleur : la bractée est isolée mais la trace unilacunaire reste saisissable. La partie postérieure de la fleur a été arrachée.

Fig. 31. — 440 μ plus haut : les parties en gris-flou représentent la stèle. Les traces gris-flou reliant la stèle au centre de la fleur dans le plan de la cloison secondaire vont constituer les faisceaux placentaires (fp). L'une des traces déjà parvenue au centre a suivi le trajet indiqué par la flèche en tirets.

Source . MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIII.

Sections transversales faisant suite aux précédentes dans la même fleur de *Pterocarya fraxinifolia* (× 35).

Fig. 32. — 220 μ au-dessus de la précédente : on peut voir les deux cordons placentaires complexes (fp) à traehées se faisant directement face et les faisceaux suturaux ou dorsaux (fd) des carpelles. Les cloisons primaire (C_1) et secondaire (C_2) apparaissent. Quatre aires isolées par les cloisons représentent la base, quadripartite à ce niveau, de la loge. L'une d'elles (l) a été photographiée à fort grossissement d'après une coupe située un peu plus haut (Pl. XVII, fig. 40).

Fig. 33. — 160 μ au-dessus : Faisceaux dorsaux en même position. La cloison C_2 s'efface et les quatre aires de la loge fusionnent deux à deux de part et d'autre de C_1. Les régions méristématiques dislales (m) au nombre de deux dans chacune des quatre aires en question ne subsistent que partiellement : elles fusionnent l'une avec l'autre du côté sutural. L'une de ces fusions est représentée (a) : Les lames parenchymateuses des sutures (s) sont nettement observables. fp_1, faisceau placentaire non directement ovulaire.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV.

Sections transversales (suite) dans la même fleur de *Pterocarya fraxinifolia* (× 35).

Fig. 34. — 200 μ au-dessus de la précédente : niveau d'insertion ovulaire. Les deux aires loculaires séparées jusque-là par C_1 ont fusionné au niveau de la fenêtre septale. Puis des scissions se sont produites au sein du parenchyme loculaire (p) découpant une masse centrale qui représente soubassement tégumentaire (te) + funicule (fu). Noter que dans le plan de C_2 le découpage du corps ovulaire ne se fait pas à la périphérie du tissu p, mais en son sein, laissant ainsi un parenchyme ovarien interne, résiduel, qui ne se sclérifiera pas (parenchyme de bordure). Noter aussi que l'un des cordons placentaires (fp) poursuit son chemin dans la cloison ; que les faisceaux dorsaux (fd) et les sutures (s) sont toujours les mêmes. Erratum : au lieu de fp lire fp_1.

Fig. 35. — 90 μ au-dessus, l'ébauche tégumentaire (te) est isolée, le sac embryonnaire est visible dans le nucelle ; l'ovaire est tapissé intérieurement d'une couche pluri-sériée de parenchyme (p) (parenchyme de bordure).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XV.

Sections transversales (suite) dans la même fleur de *Pterocarya fraxinifolia* (× 35).

Fig. 36. — 90 μ au-dessus de la précédente : près du sommet de l'ovule. On observe que le légument se termine par deux languettes en forme de croissants disposés dans le plan sutural. Les points où ces languettes tégumentaires se séparent l'une de l'autre ont été indiqués (e).

Fig. 37. — 160 μ au-dessus : c'est l'apex de la cavité ovarienne que rien n'occupe ; la loge est vide (l). Présence toujours d'une importante couche de parenchyme interne (p) en continuité (comme précédemment) avec le parenchyme sutural. En deux points (m), jonctions des sutures et du parenchyme interne, le caractère méristématique des cellules se maintient quelque peu.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVI.

Sections transversales (suite) dans la même fleur de *Pterocarya fraxinifolia* (× 35).

Fig. 38. — 490 μ au-dessus de la précédente : plus aucune cavité, le parenchyme ferme l'entrée de la fleur. Les quatre sépales trifasciculés font toujours corps avec les carpelles.

Fig. 39. — 180 μ au-dessus : le parenchyme du canal stylaire est entr'ouvert suivant une fente située dans le plan sutural. Les sépales sont ± isolés. L'isolement des styles de part et d'autre du plan commissural, chacun avec son unique faisceau dorsal, est à peine ébauché. On voit que dans la fleur étudiée les faisceaux dorsaux et les carpelles sont plus ou moins transverses ou obliques par rapport à l'axe qui se situe dans le plan vertical.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVII.

Fig. 40. — Section transversale dans une fleur ♀ de *Pterocarya fraxinifolia*, vers le moment de la fécondation, à un niveau un peu supérieur à celui de la base de la loge. On voit ici les détails histologiques d'une des quatre aires loculaires. Elle est occupée par un parenchyme de remplissage : la cloison secondaire est en haut, la cloison primaire à droite, la paroi ovarienne en bas. Les deux régions méristématiques distales sont nettement visibles à gauche et à droite. Il n'y a pas de limite distincte entre le parenchyme en cause et celui de la cloison secondaire. Par contre, la limite est nette avec la paroi : c'est une couche de cellules méristématiques formant une sorte de protoderme reliant les deux régions méristématiques.

Fig. 41. — Section transversale dans une fleur ♂ de *Pterocarya stenoptera*. Les étamines alternent avec les sépales.

Fig. 42. — Section transversale dans une fleur 1-carpellée de la même espèce. L'aire claire représente la loge unique occupée par du parenchyme de remplissage ; le plan sutural est disposé, ici, transversalement.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVIII.

Sections longitudinales dans une jeune fleur ♀ de *Pterocarya fraxinifolia* au stade des ébauches carpellaires.

Fig. 43. — Vue d'ensemble. Aucune trace procambiale n'est observable dans les ébauches carpellaires. La partie accrescente libre des bractéoles est encore rudimentaire, la bractée est à l'état adulte ou sub-adulte.

Fig. 44. — Détails concernant l'apex en forme de dôme situé à l'intérieur des ébauches carpellaires.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIX.

Fig. 45. — Section transversale dans une jeune inflorescence au stade où les carpelles ne sont pas encore complètement fermés chez *Pterocarya fraxinifolia*.

Fig. 46. — Section transversale dans une fleur à cloison oblique de *P. fraxinifolia*. Stade initial de la cloison secondaire : quatre sinus loculaires apparaissent, une section un peu au-dessus de ce niveau n'en montrerait que deux, séparés par la cloison primaire.

Fig. 47. — *Oreomunnea pterocarpa* Oerst. Section transversale dans une jeune fleur ♀ avant la différenciation des placentaires. On remarque la présence de huit sinus loculaires. Nous sommes là à l'extrême base de la fleur qui est entourée par une couronne involucrale complète. En bas la bractée. Un peu au-dessous de ce niveau se situe la zone de croissance intercalaire dont va procéder l'édification de la majeure partie du fruit. L'interprétation de cette section est sensiblement donnée par la fig. 68-8', dans le texte.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XX.

Fig. 48. — *Alfaroa costaricensis* : Section longitudinale d'une fleur ♀ dans le plan de la cloison primaire (= latéral), stade où le diamètre de la fleur est d'environ 2 mm (longueur 5 mm) (× 55). L'échelle à droite indique les niveaux auxquels les coupes transversales suivantes ont été faites. P'_2, faisceaux placentaires.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXI.

Fig. 49 et 50. — *Alfaroa* ; sections transversales aux niveaux I' et I de la figure précédente (pl. XX) (× 55). P'_2, faisceau placentaire ; i, traces involucrales ; A faisceau latéral complexe constitué des trois petits faisceaux aa'b (cf. Pl. XXV, 57) ; c-c', petits faisceaux qui vont se condenser pour former le faisceau latéral C. Pour des raisons d'encombrement l'orientation est légèrement oblique, la bractée tournée vers la gauche ; le plan antéropostérieur est donc oblique.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXII.

Fig. 51 et 52. — *Alfaroa* : sections transversales aux niveaux 2 et 3 (× 55). Les différents faisceaux sont désignés par des lettres : pour les comprendre se reporter au texte et aux figures 64-65 dans le texte.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIII.

Fig. 53 et 54. — *Alfaroa* : sections transversales aux niveaux 4 et 5 (× 55). Les faisceaux ont été marqués à l'encre. Vers le niveau 5 la croissance intercalaire postflorale va être extrêmement active. (cf. explications dans le texte).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIV.

Fig. 55 et 56. — *Alfaroa* : sections transversales aux niveaux 6 et 7 (× 55). Nous sommes au-dessus des cloisons tertiaires ; les faisceaux placentaires au nombre de quatre ne sont pas encore fusionnés. En 56 les flèches indiquent le niveau de la fusion des placentaires qui semblent quelque peu en rapport avec des faisceaux carpellaires externes (cf. explications dans le texte),

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXV.

Fig. 57. — *Alfaroa* : détails de la figure 50, pl. II, partie comprise dans le triangle. Les trachées visibles ont été encerclées : il y a cinq cercles. Les petits faisceaux aa'b composent le faisceau A séparé du petit faisceau f par une lacune l importante. Immédiatement à gauche de f, mais non visible sur ce cliché, se trouve le faisceau P_2 (× 210).

Fig. 58. — *Alfaroa* : section transversale au niveau 8 (× 55), les deux cordons placentaires se rapprochent.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXVI.

Fig. 59 et 60. — *Alfaroa* : sections transversales aux niveaux 9 et 10 (× 55). La stèle funiculaire est constituée en 59 ; le funicule isolé en 60.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXVII.

Fig. 61. — *Alfaroa* : section transversale au niveau 11 (× 55). C'est la plus grande largeur de la fleur (cf. explications dans le texte).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXVIII.

Fig. 62 et 63. — *Alfaroa* : sections transversales aux niveaux 12 et 13 (× 55) r, faisceau sépalaire provenant de la ramification (cf. explication dans le texte).

Fig. 64 et 65. — *Alfaroa* : sections transversales dans les styles (× 55).

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIX.

Fig. 66 et 67. — *Alfaroa* : sections longitudinales dans le plan de la cloison primaire (= transverse) d'une fleur ♀ mûre d'environ 6,5 mm de longueur, dans laquelle le tégument et le sac embryonnaire sont développés (× 25). Remarquer le renflement du corps de la fleur au-dessus du niveau d'insertion ovulaire, et aussi la différence d'aspect des tissus au-dessus et au-dessous de ce niveau. 66, section subradiale ; 67, section voisine et parallèle. Noter dans la première la sériation en files verticales et de type médullaire des cellules du parenchyme sous-jacent à l'ovule ; dans la seconde, la bordure de parenchyme à grandes cellules de la cavité ovarienne. se, sépales transverses ; S_2 faisceau sépalaire : A" et C", nervures latérales du style postérieur qui résultent de la dichotomie des faisceaux stylaires commissuraux ; v, faisceaux carpellaires ; a' parenchyme loculaire ; a, b, c, d, niveaux des sections transversales figurées dans la planche XXX.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXX.

Fig. 68, 69, 70 et 71. — *Alfaroa* : sections transversales dans une fleur ♀ d'environ 6,5 mm de longueur aux niveaux a, b, c, d (pl. XXIX, 67). 68, extrême base de la loge dont le parenchyme interne forme une tache sombre dans le haut, à droite. Légèrement au-dessus, fig. 69, on voit sept taches de même nature, la huitième dans le haut à gauche n'étant pas encore marquée et n'apparaissant que dans la coupe suivante non représentée ici. Ces huit taches de parenchyme intraloculaire sont séparées par huit cloisons parenchymateuses. C'est par les cloisons diagonales que passent les quatre traces placentaires p. 70, les huit taches fusionnent deux à deux au-dessus des cloisons diagonales pour ne plus former que quatre taches, toujours remplies de parenchyme ; les faisceaux p sont toujours isolés. Entre 68 et 70 on ne s'est élevé que de 2-300 μ, alors qu'un intervalle de l'ordre de 1000 μ ou plus sépare 70 et 71. En 71 la paroi 2 s'efface et la fleur devient biloculaire ; les placentaires soudés fusionnent pour former la stèle funiculaire axiale. Le parenchyme intraovarien se déchire autour du placenta central. Les faisceaux encerclés marqués d'une croix représenteraient les placentaires surnuméraires mais ceci reste à contrôler.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXXI.

Platycarya strobilacea.

Fig. 72 et 73. — Sections longitudinales suivant le plan sutural dans une fleur ♀ non loin de l'état adulte ; la fig. 73 (× 290) précise à plus fort grossissement une région particulière indiquée dans la fig. 72 (× 65).

De part et d'autre de la cloison primaire les deux ailes volumineuses de *tissu de remplissage* (cf. aussi fig. 772), s'introduisent vers le haut, entre l'ovule et la paroi, sous forme de deux *cornes*.

La paroi ovarienne a un caractère méristématique accentué qui contraste avec le parenchyme de l'« exocarpe » ; elle est constituée de couches cellulaires stratifiées ; limitée intérieurement par une couche cytologiquement remarquable : cellules plus grandes, avec élongation anticlinale ; certaines se divisant *périclinalement*, notamment vers le niveau de liaison avec le parenchyme de remplissage. Le tissu de remplissage est déjà en voie rapide de parenchymatisation, notamment quand on s'éloigne de la périphérie et surtout de la partie inférieure (m).

Au-dessous de la cloison la fleur semble ajustée sur un *bombement parenchymateux* : des traces conductrices y sont visibles, caractérisant la zone d'insertion bractéaire. Le bombement en question est délimité par une zone de faible épaisseur de cellules qui ont une destinée spéciale : c'est la surface d'abscission du fruit, la bractée étant persistante et, lors de la chute du fruit, restant attachée au rachis : *ce fait est unique chez les Juglandacées* et confère au genre une de ses plus grandes originalités.

a, surface d'abscission du fruit ; c, corne du parenchyme de remplissage ; Cl, cloison primaire avec placentaires partiellement visibles ; f, faisceau du soubassement floral ; m, extrémité basale du sinus loculaire ; pa, paroi ovarienne ; pi, couche de bordure du tissu pariétal ; pr, parenchyme de remplissage ; si, sinus loculaire.

Fig. 74 à 77. — Sections transversales de fleurs ♀ à différents degrés de développement, et à différents niveaux. Le plan sutural est disposé transversalement, le côté antérieur est en bas.

Fig. 74 (× 160) : très jeune fleur (stade du tégument à l'état d'initium) où l'on voit les deux sinus dans les premiers stades de leur formation. La paroi, la cloison, le cordon placentaire, toute l'aire centrale plus ou moins losangique est méristématique avec cependant à ce niveau inférieur de la fleur, une ébauche de parenchymatisation, marquant la cloison (bande antéro-postérieure moins chromophile). Le tissu de remplissage déjà présent est un tissu méristématique, entièrement méristématique (comparer avec pl. XXXI, 72 et 77).

P, cordon placentaire.

Source : MNHN, Paris

Fig. 75 à 76. — Fleur non loin de l'état adulte sectionnée 1°) vers le sommet, un peu au-dessous de la bifurcation des stigmates (75), et 2°) vers le sommet de la loge ovarienne (76) (niveaux 4' et 10', fig. 78[2]). (Gross. × 60 et × 45).

Les lettres ont la même signification que dans la fig. 78[2] (cf. explications dans le texte).

Fig. 77. — Fleur non loin de l'état adulte, plus avancée que la précédente, sectionnée vers la base de la loge. Placentaires groupés en deux cordons plurifasciculés dans le plan de la cloison. Le sinus gauche est, à ce niveau, encore incomplètement marqué. Noter les indentures dans la partie gauche du parenchyme de remplissage. Noter l'existence des ailes axiales, ébauche de cloison secondaire. Ces ailes se prolongent par du parenchyme de remplissage jusqu'à la paroi ovarienne (× 75).

ai, aile axiale de la cloison primaire. Pour les autres lettres se reporter à la fig. 78[4] dans le texte.

Source : MNHN, Paris

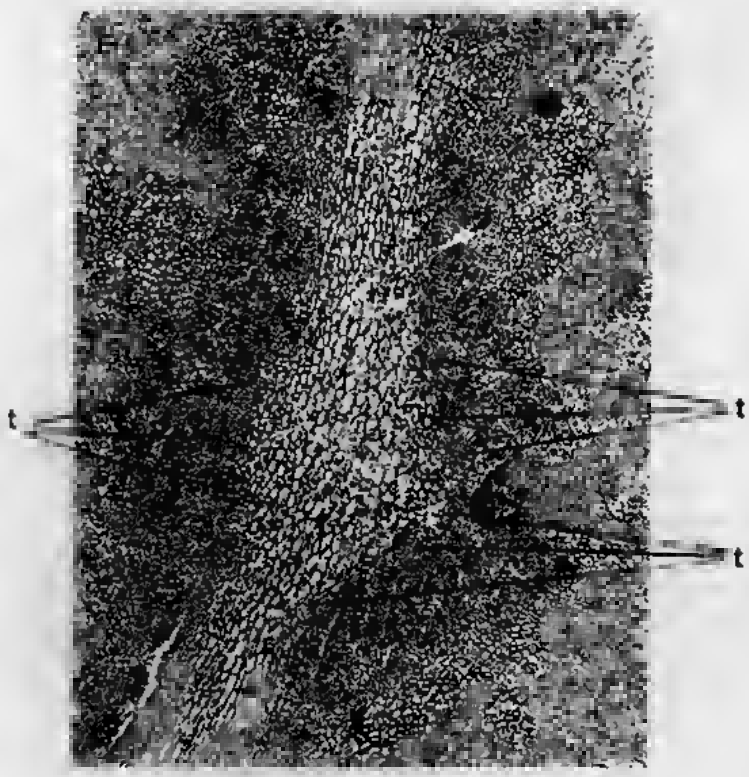
Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 20 mai 1955.

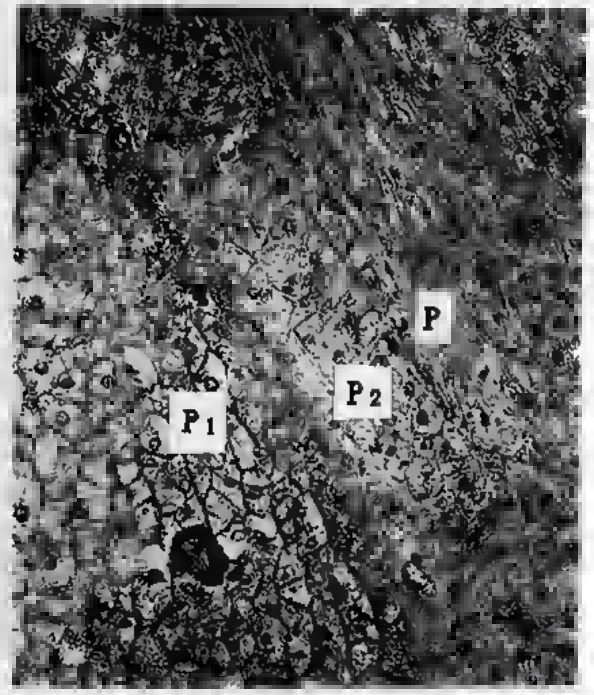
Imprimé en France. *Le Directeur-Gérant* : René Jeannel.

Imprimerie Maurice Declume, Lons-le-Saunier. — 1531-54-650.
Mai 1955 « Dépôt légal 2e trimestre 1955. — N° 4423 ».

Source . MNHN, Paris



1



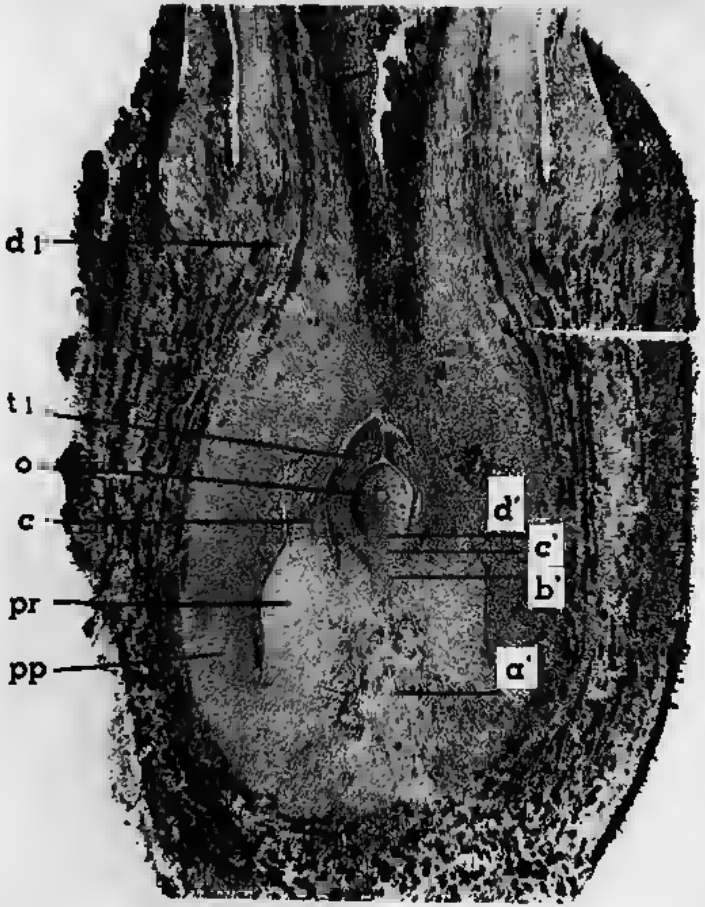
2

A. Barry imp

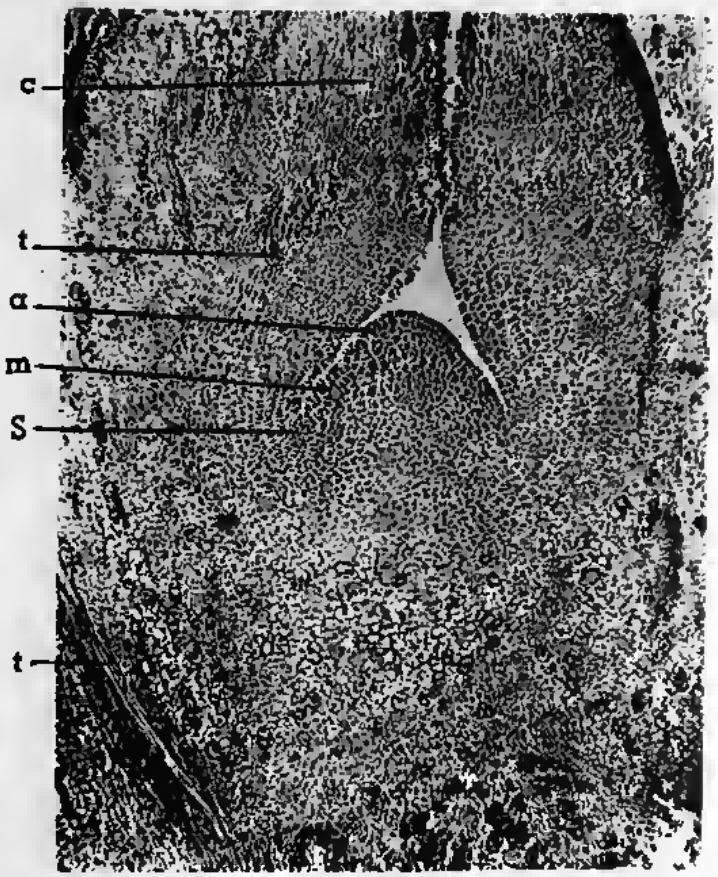
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris



3



4

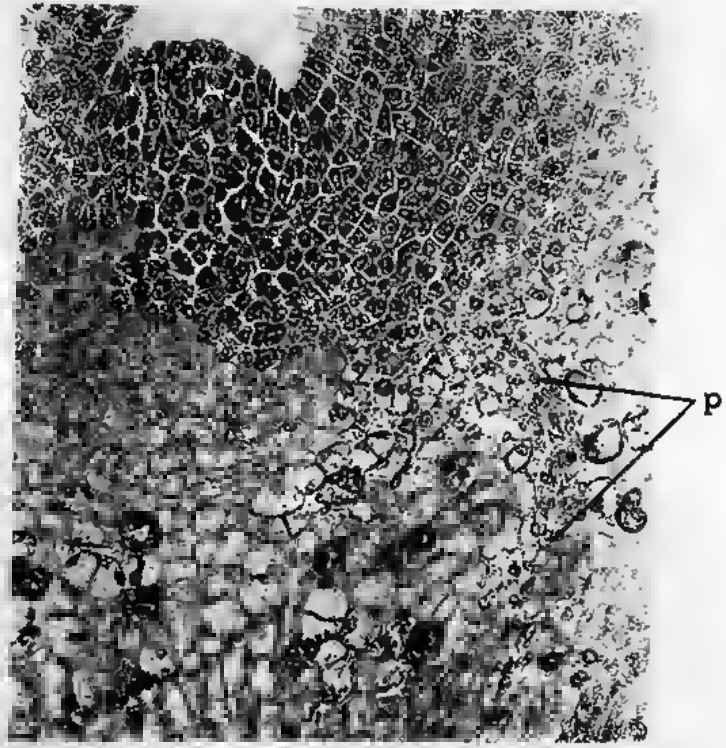
A. Barry imp

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

5

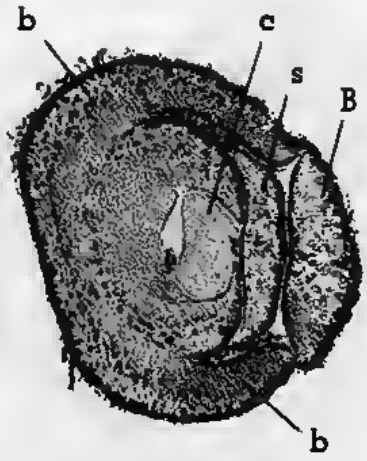


6

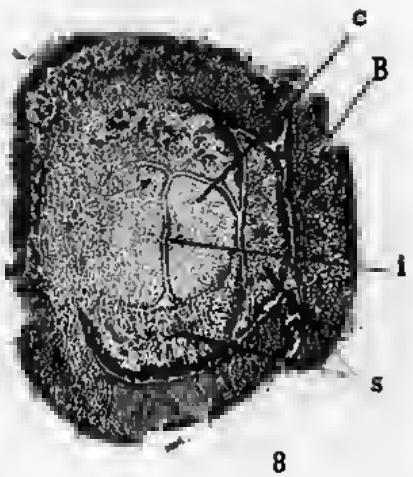
A. Barry imp.

Source MNHN, Paris

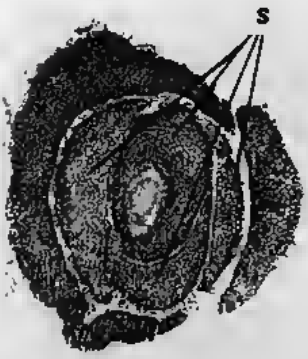
Source : MNHN, Paris



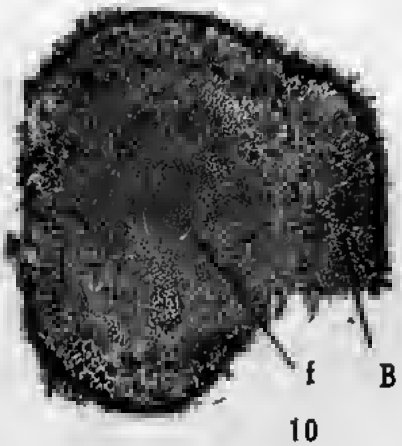
7



8



9



10

11

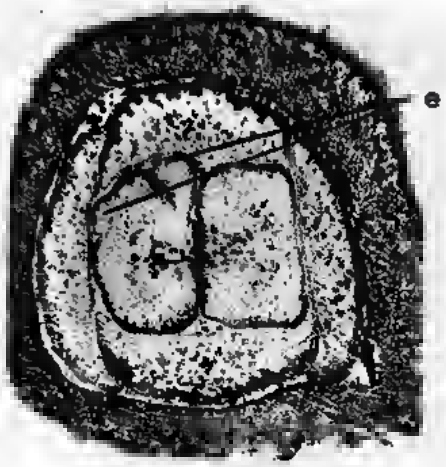
12

A. Darry imp.

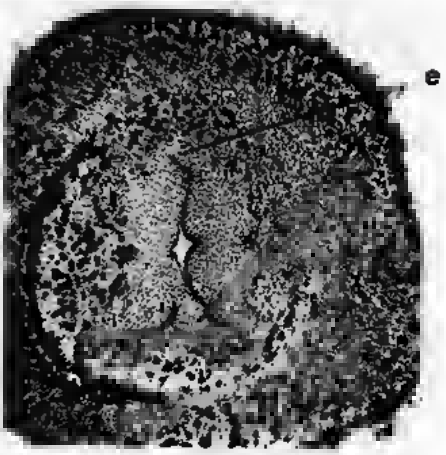
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN Paris

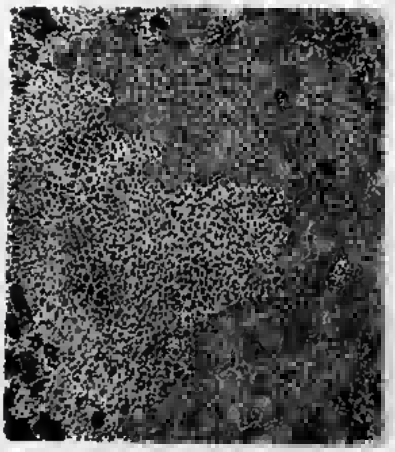
Source : MNHN, Paris



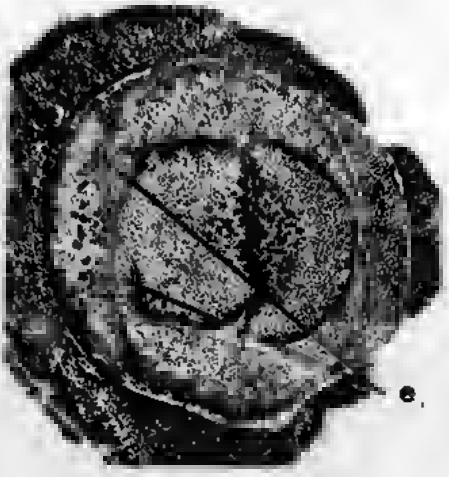
13



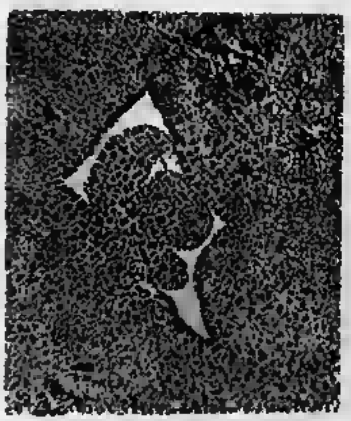
14



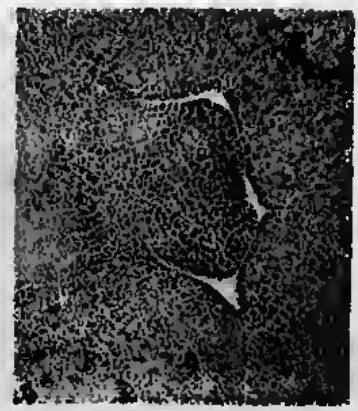
15



16



17

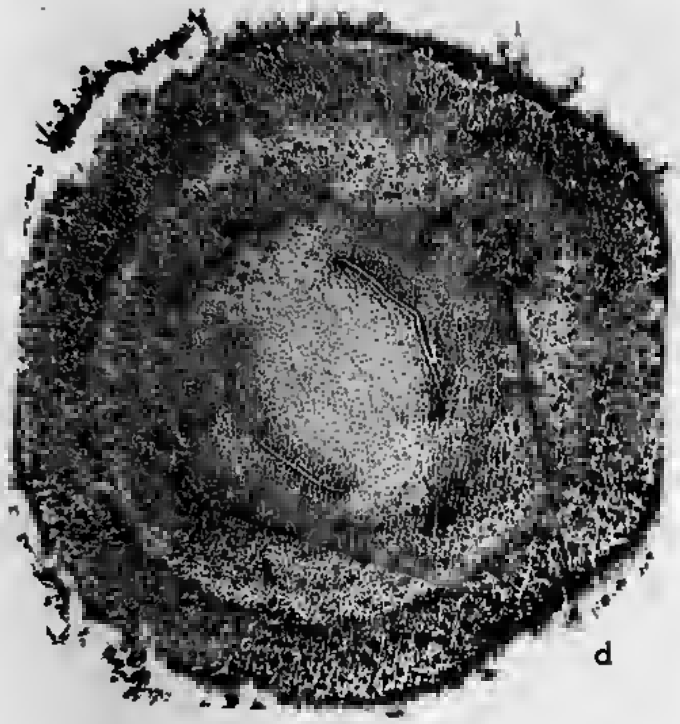


18

A. Barry imp.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

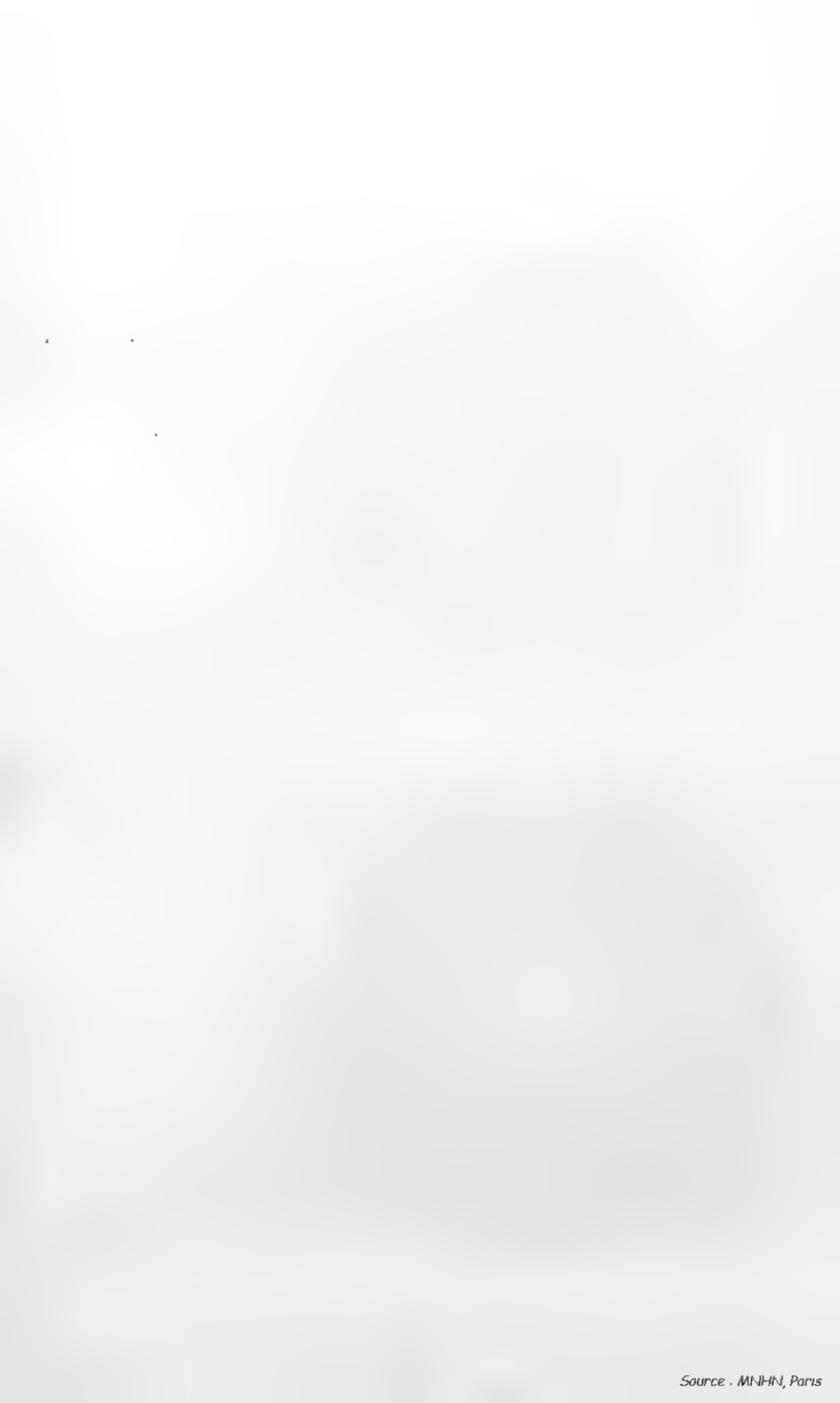


19

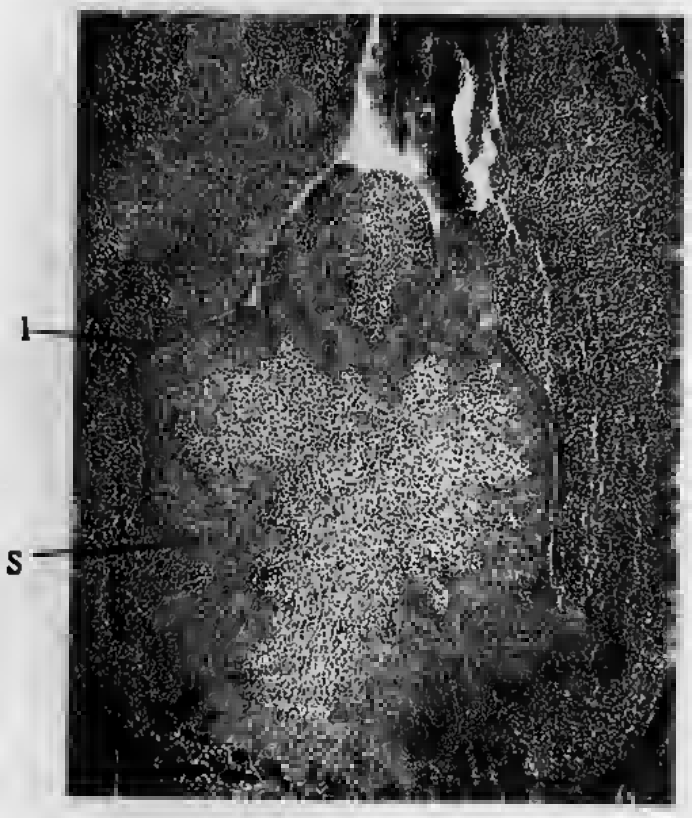
20

A. Barry imp.

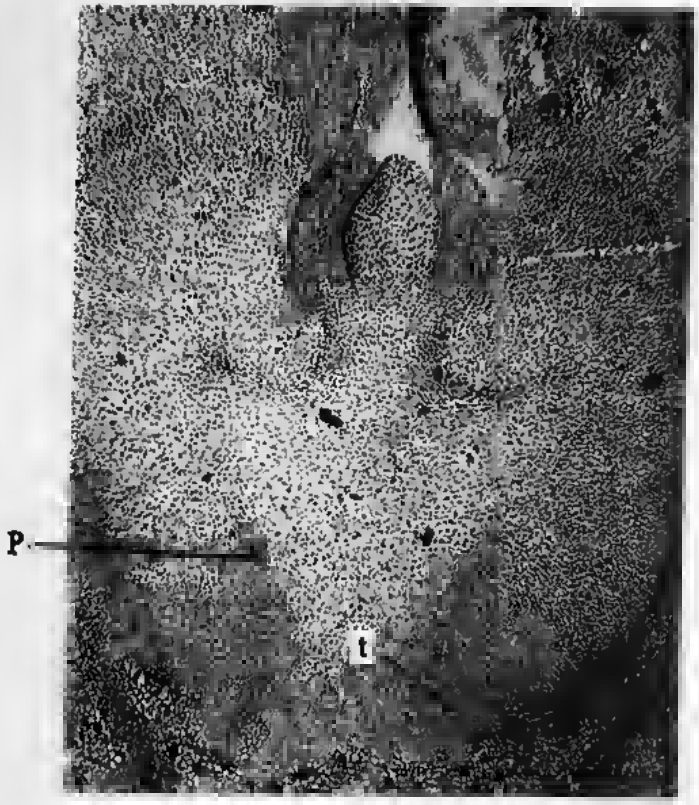
Source MNHN, Paris



Source . MNHN, Paris



21



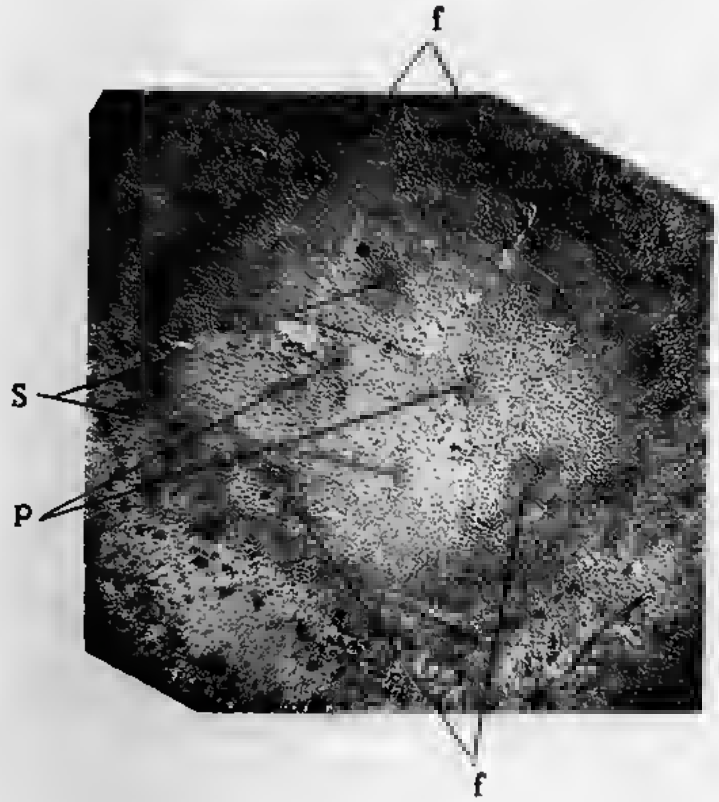
22

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



23

24

A. Barry imp.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

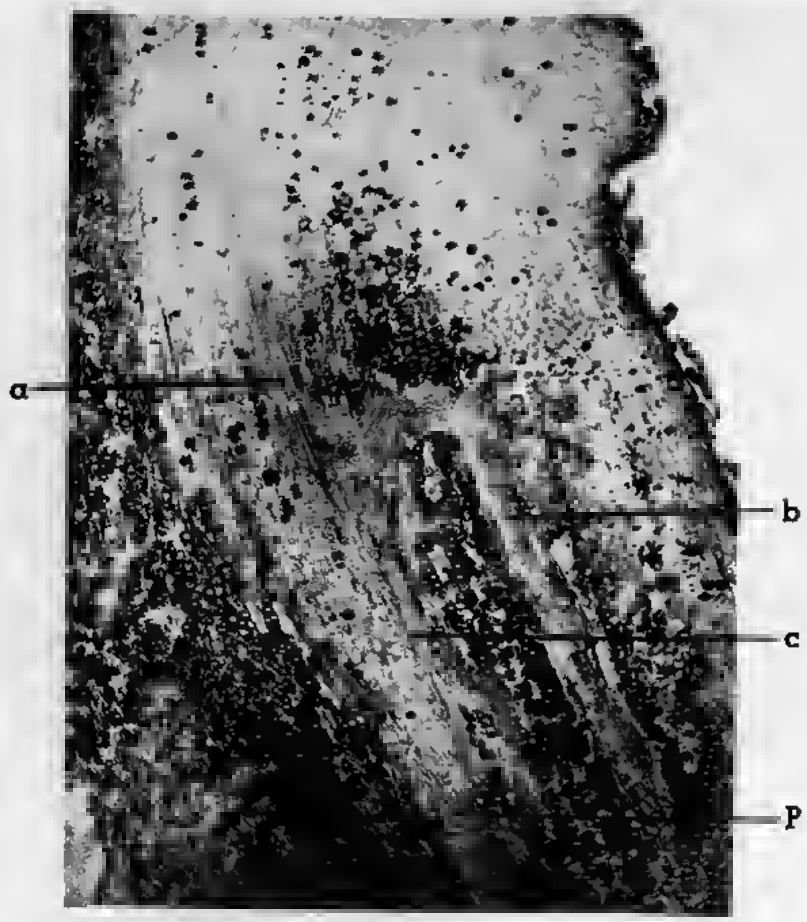
25

26

A. Barry imp.

Source : MNHN Paris

Source : MNHN, Paris



27

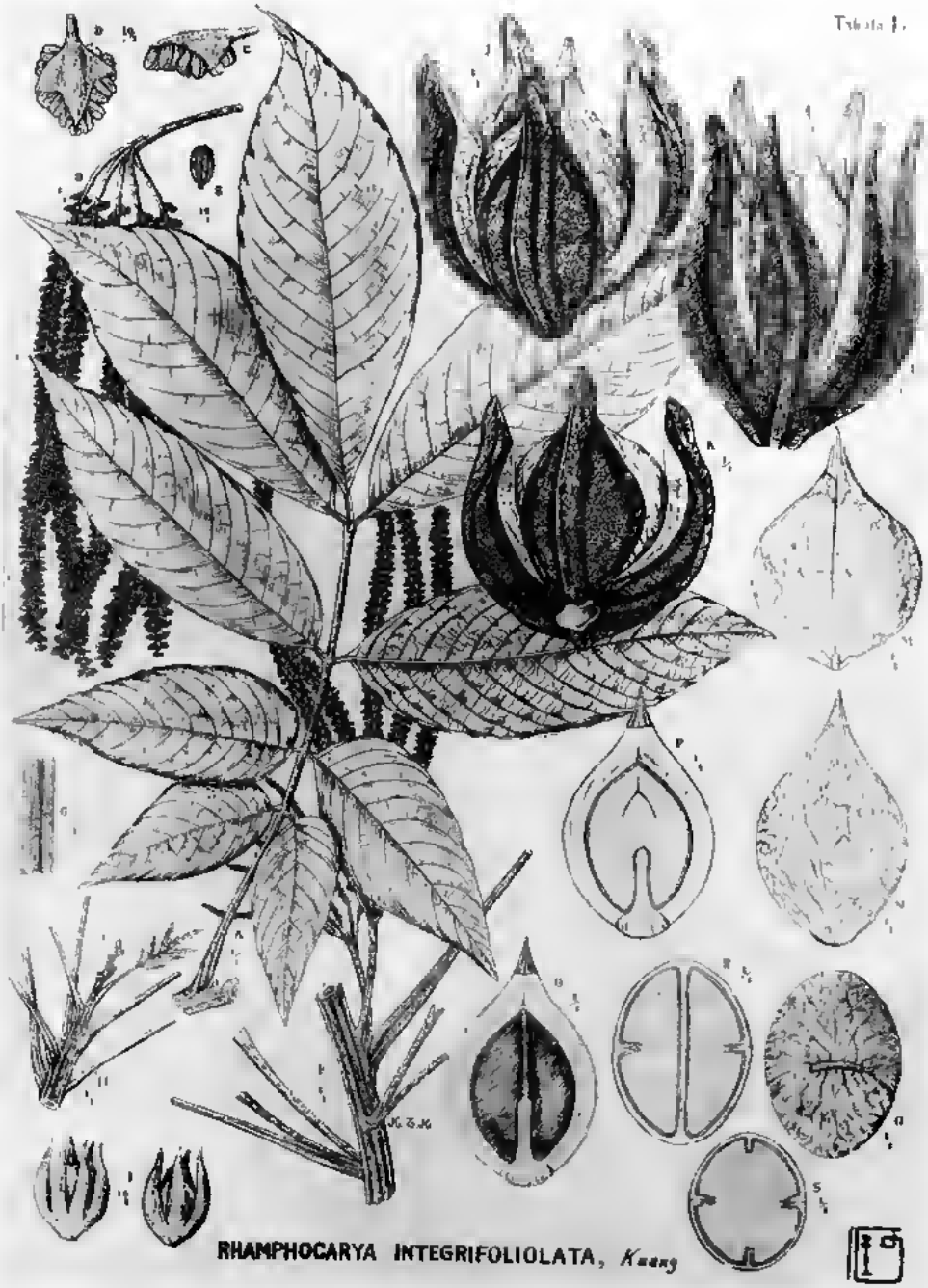
28

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

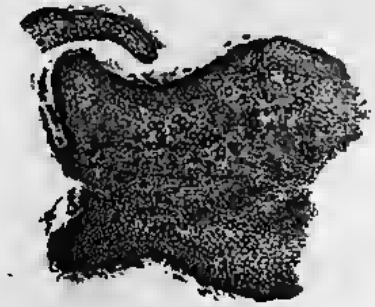


29 A. Barry imp.

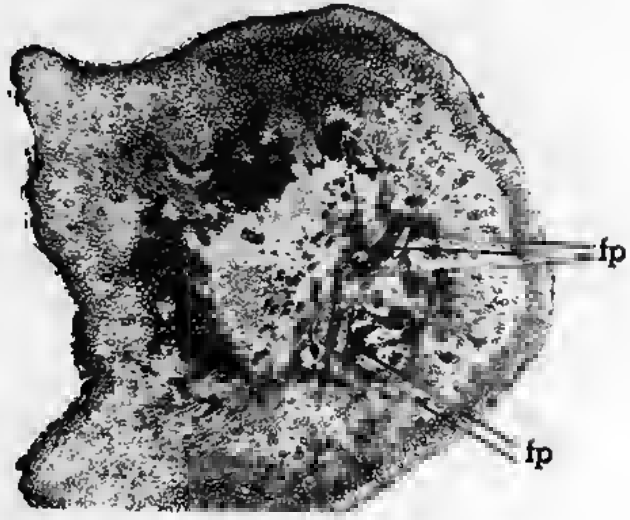
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



30

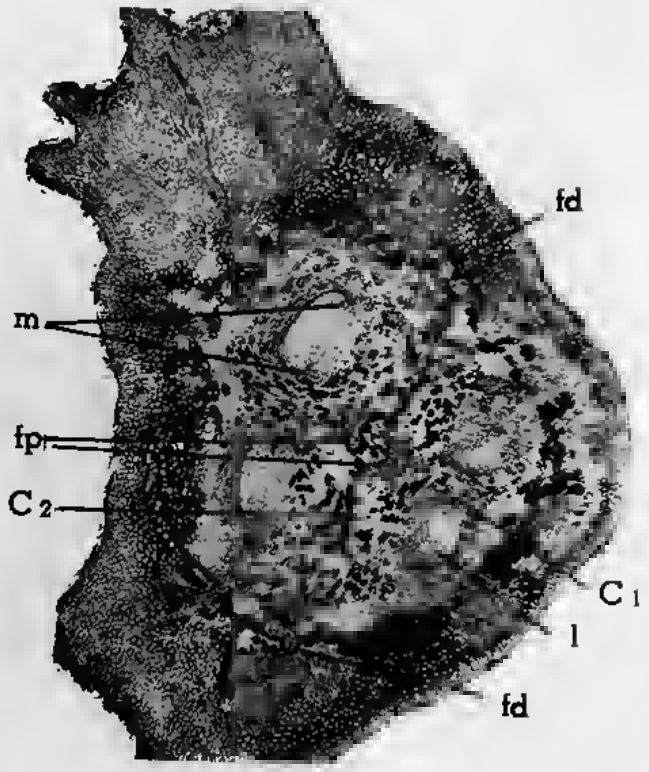


31

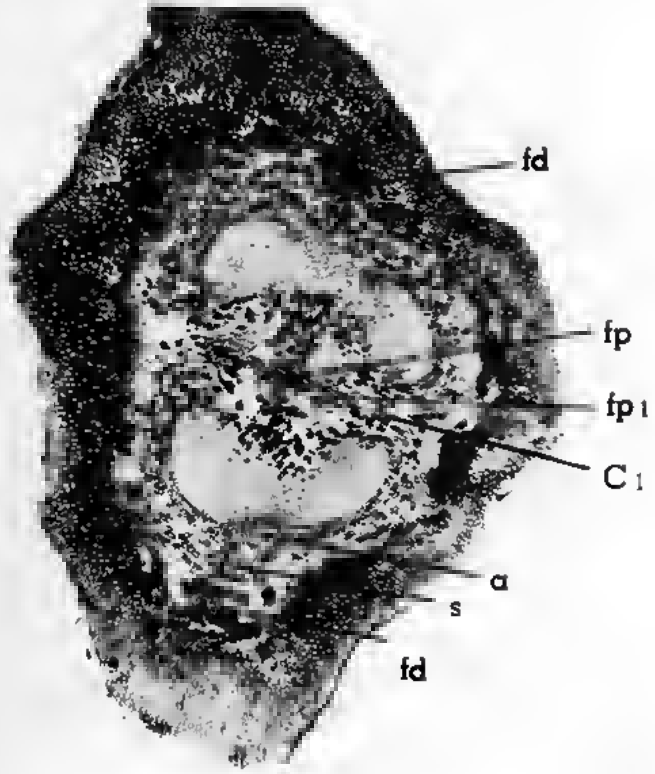
A. Barry imp.

Source MNHN Paris

Source : MNHN, Paris



32

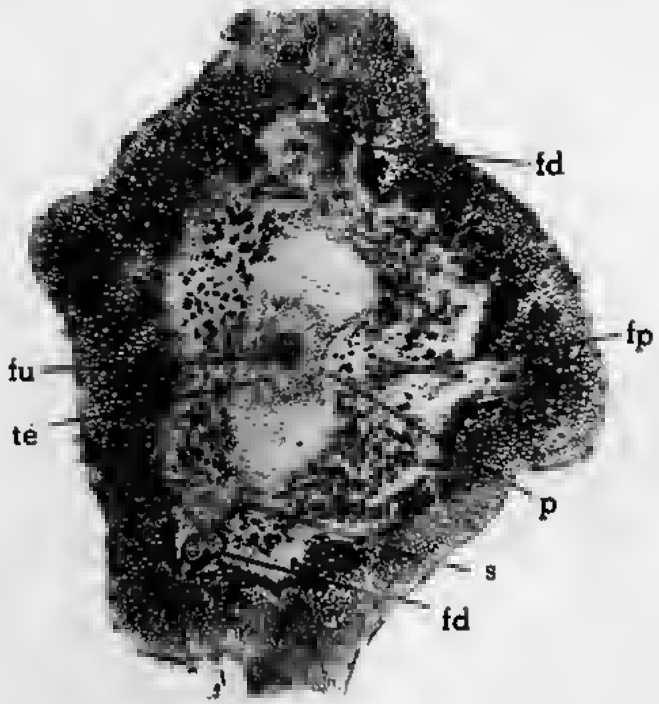


33

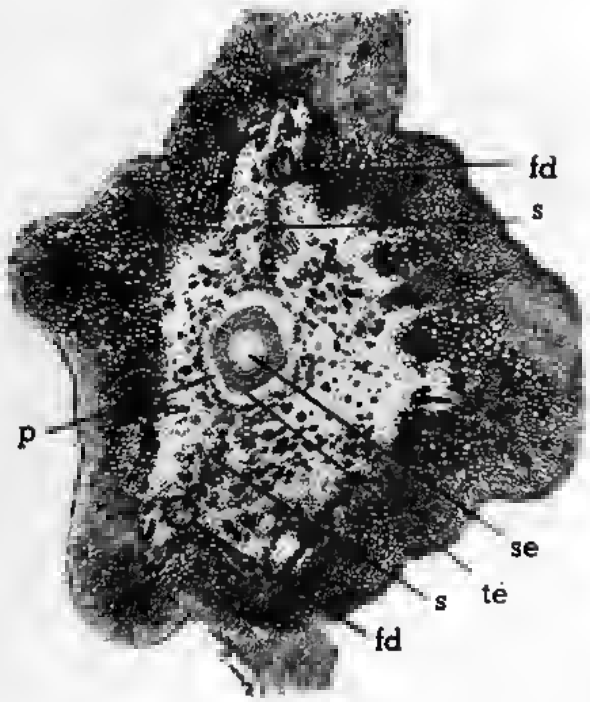
A. Barry imp.

Source MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris



34

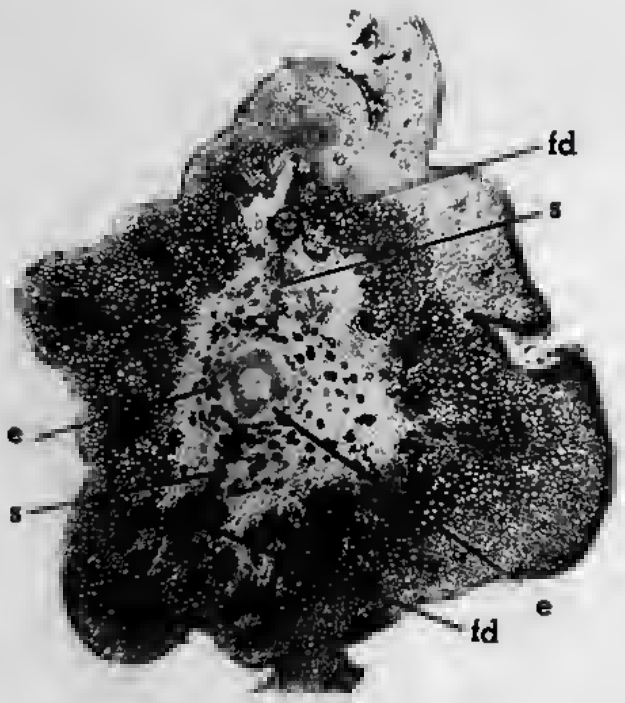


35

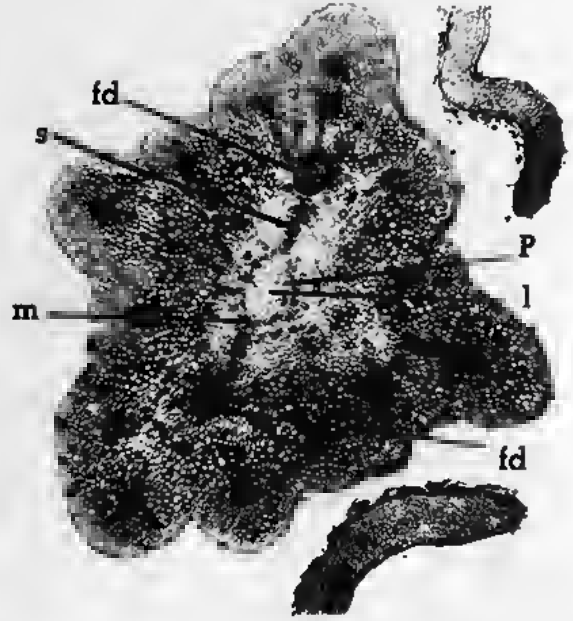
A. Barry imp.

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



36



37

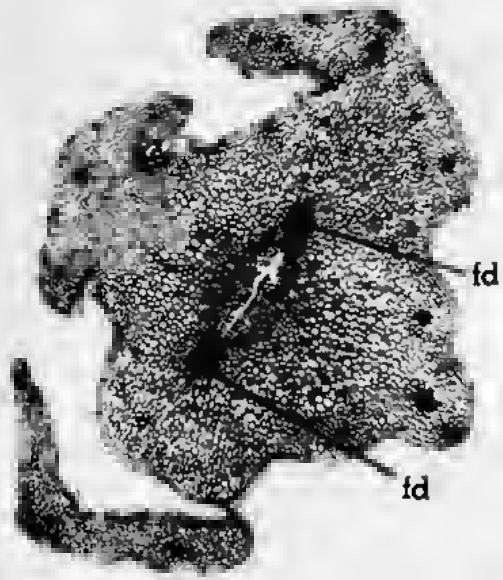
A. Barry imp.

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT.

Source MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

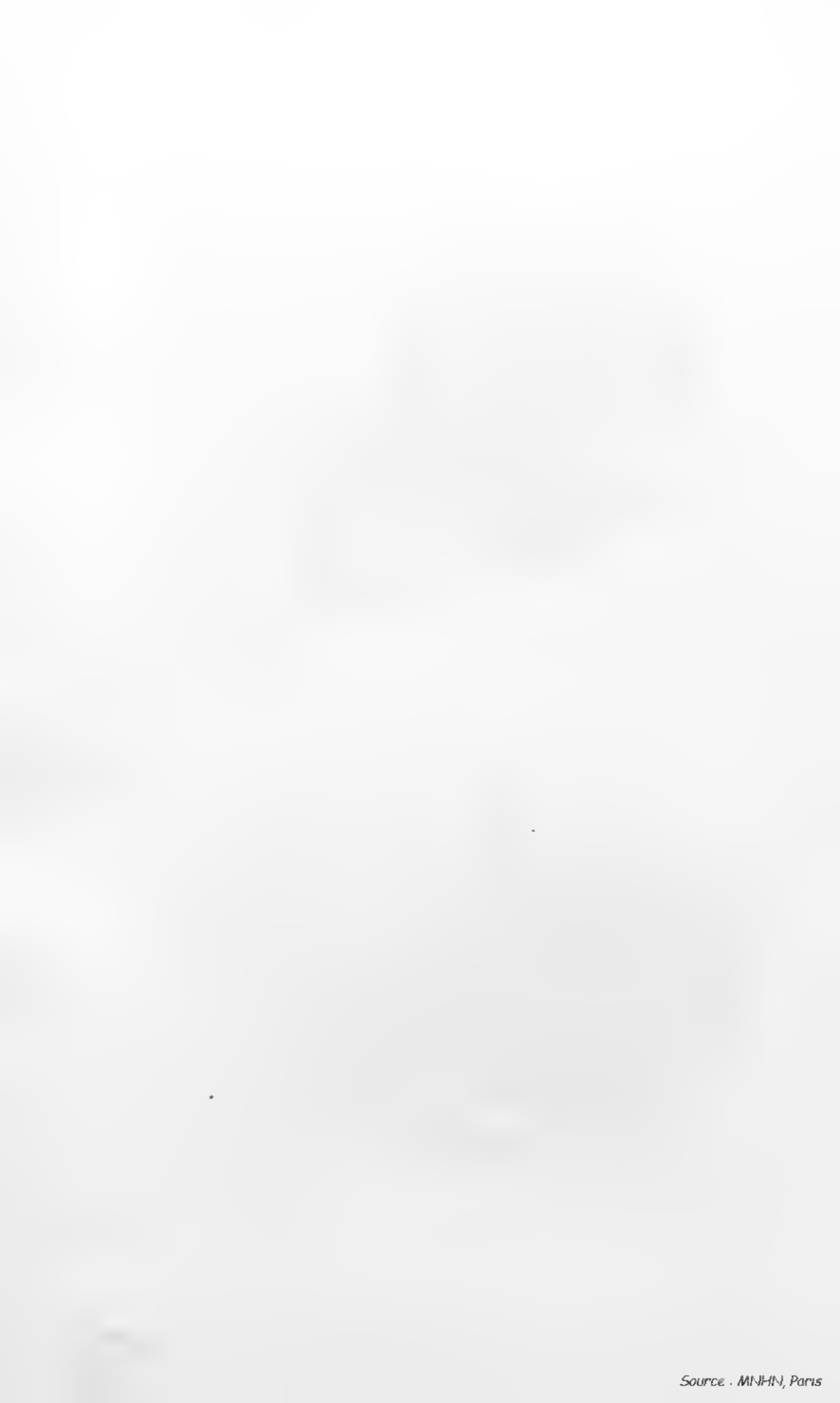
38



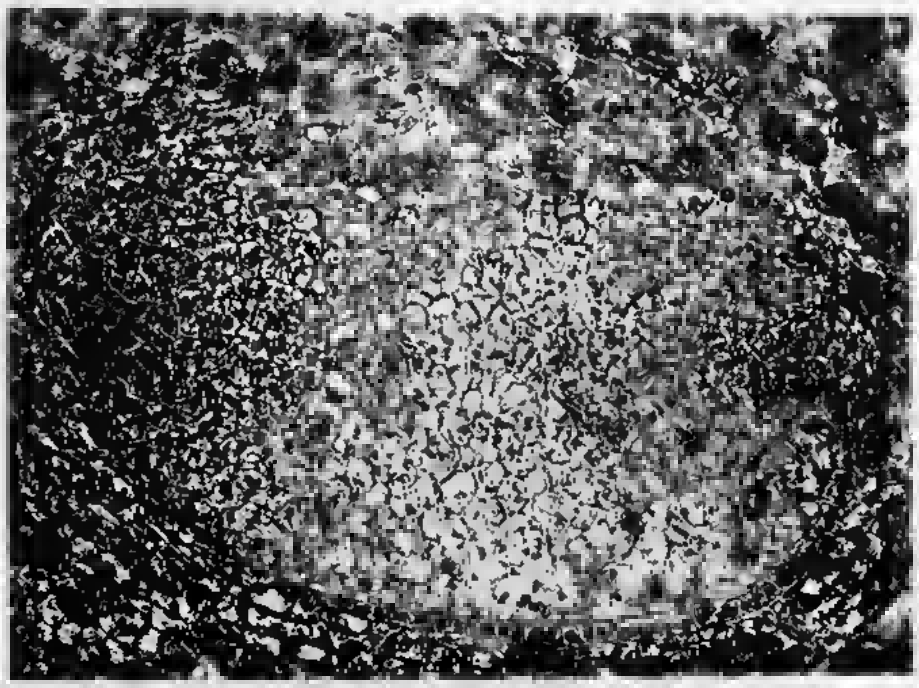
39

A. Barry imp.

Source MNHN, Paris

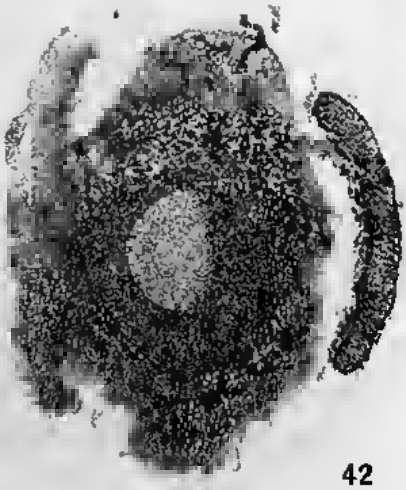


Source : MNHN, Paris



40

41



42

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

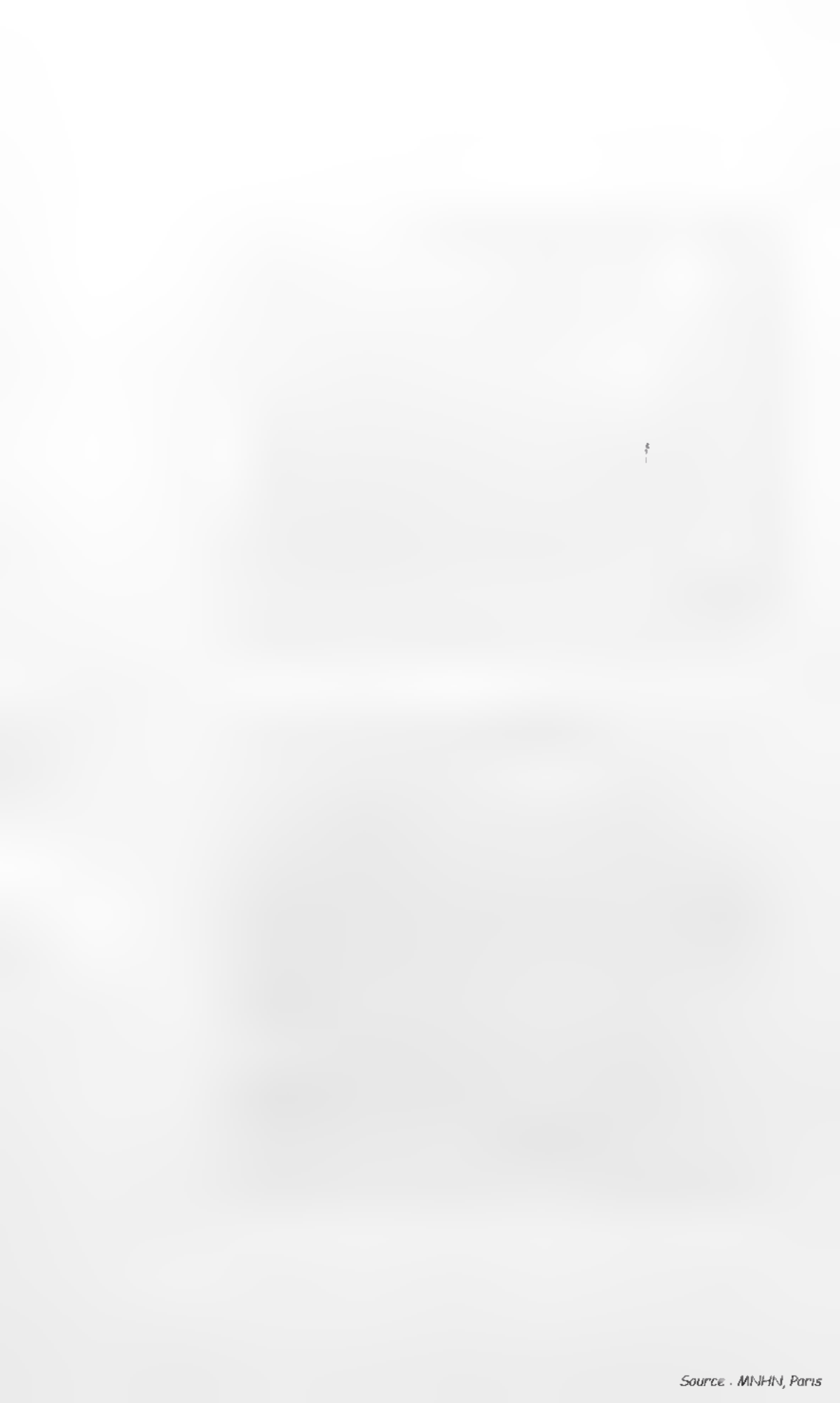
43

44

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

45

46

47

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

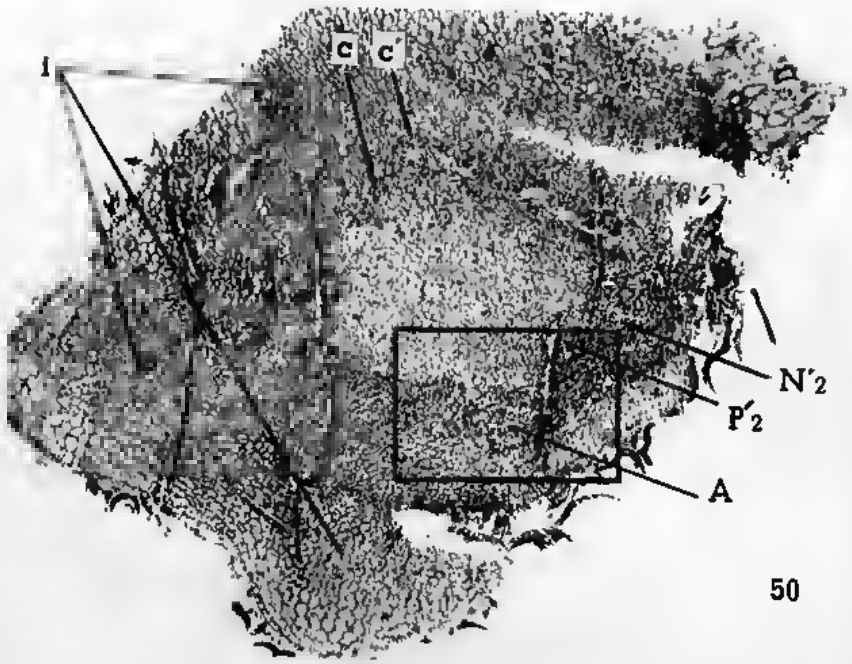
Source : MNHN, Paris

A. Barry imp.

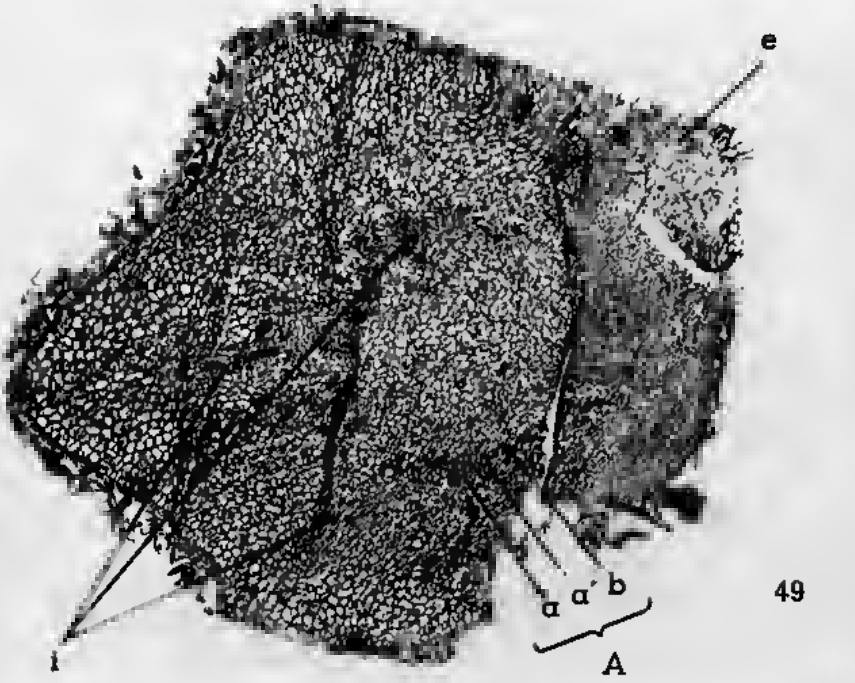
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



50



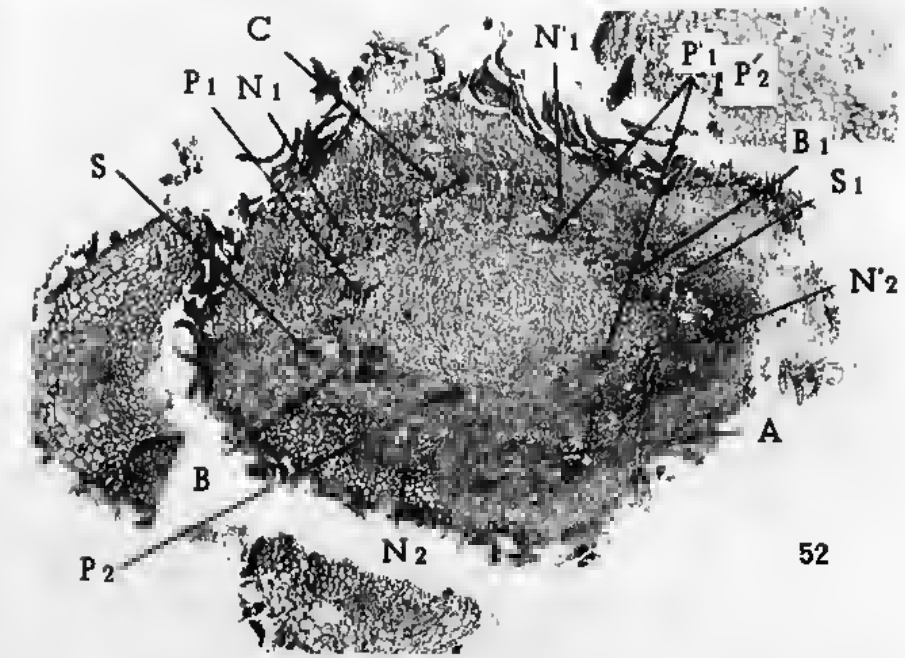
49

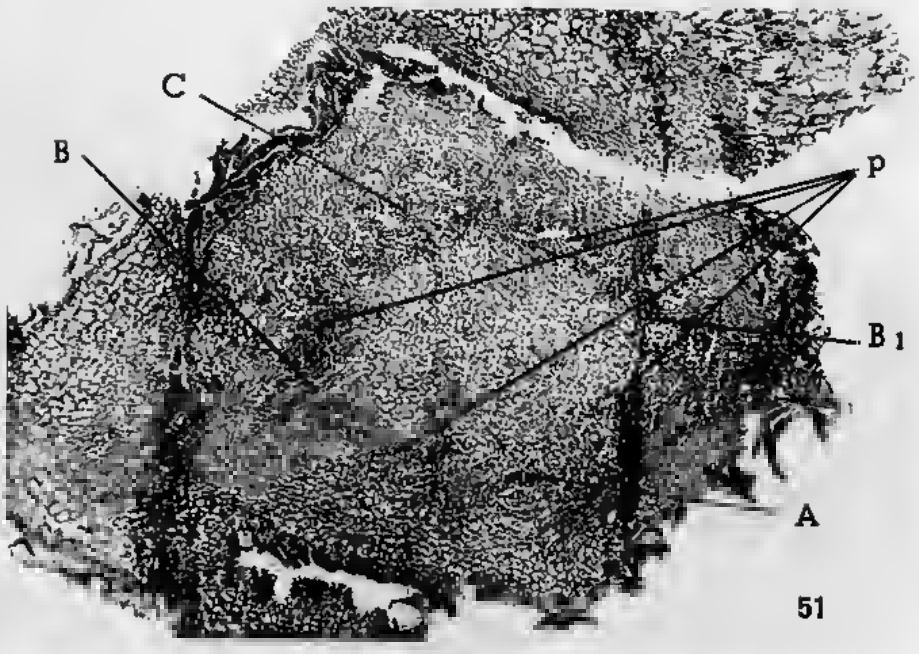
A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



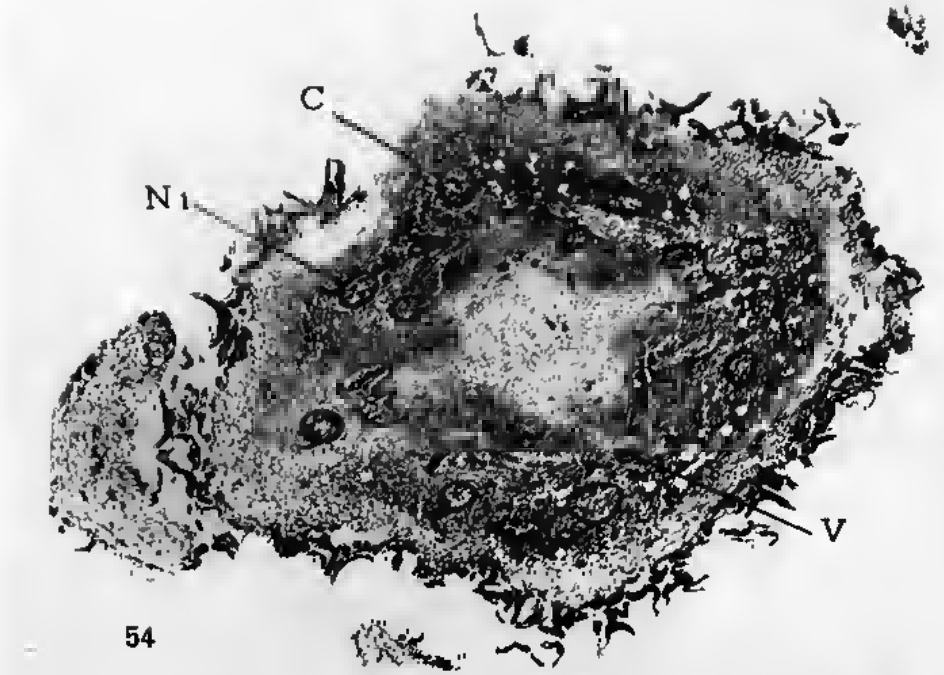


A. Barry imp.

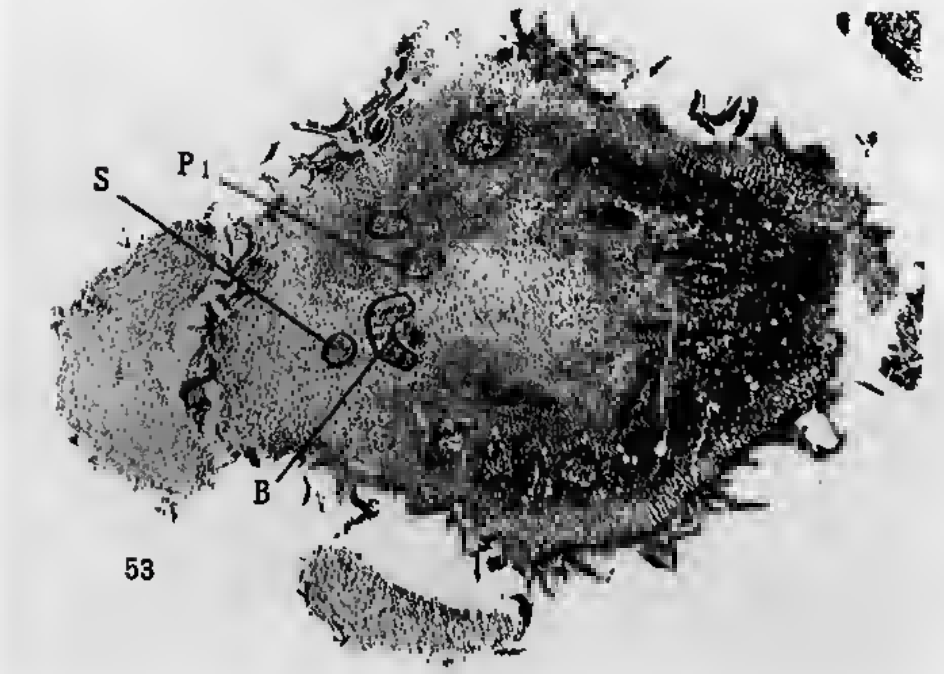
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



54



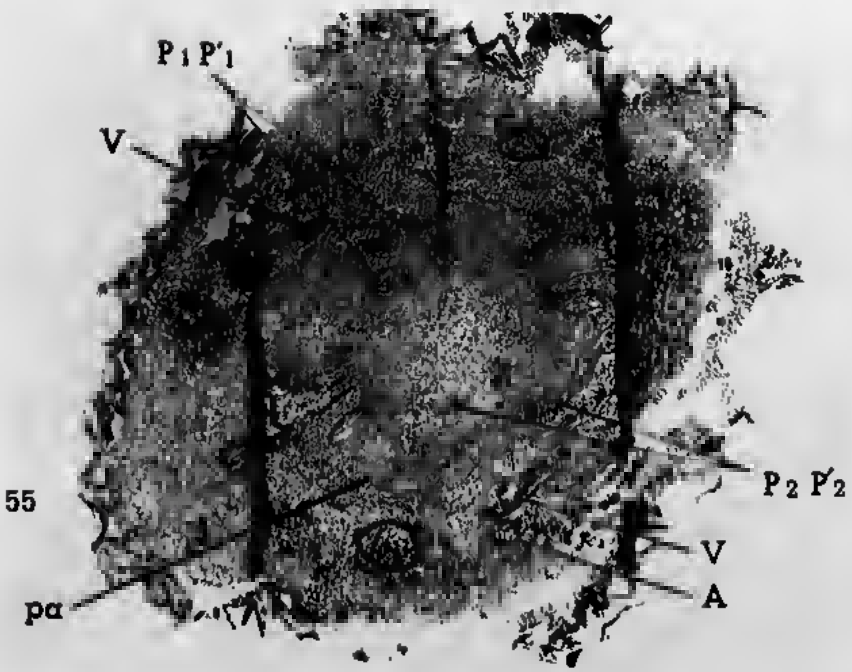
53

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

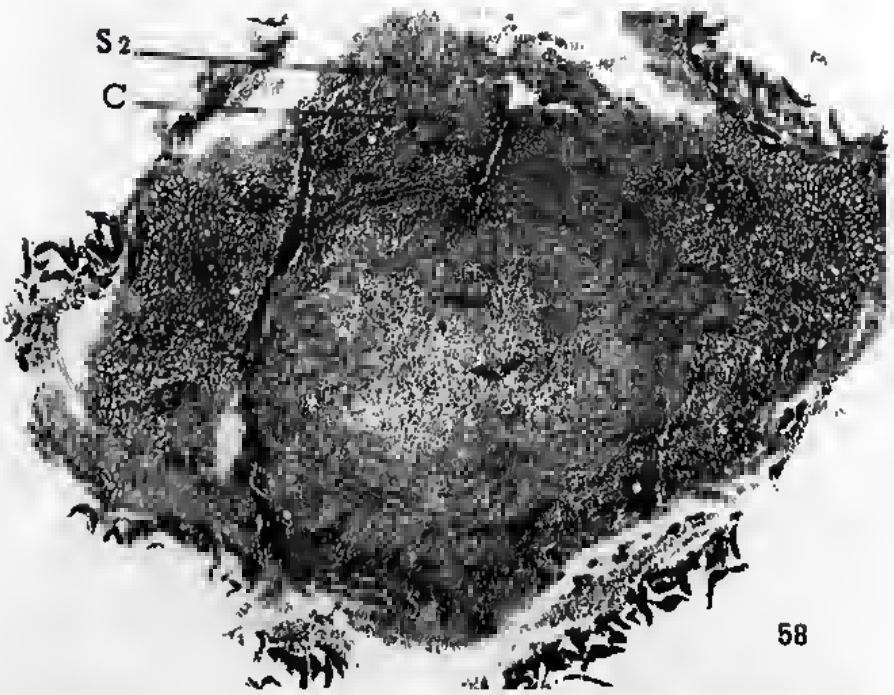


A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



58

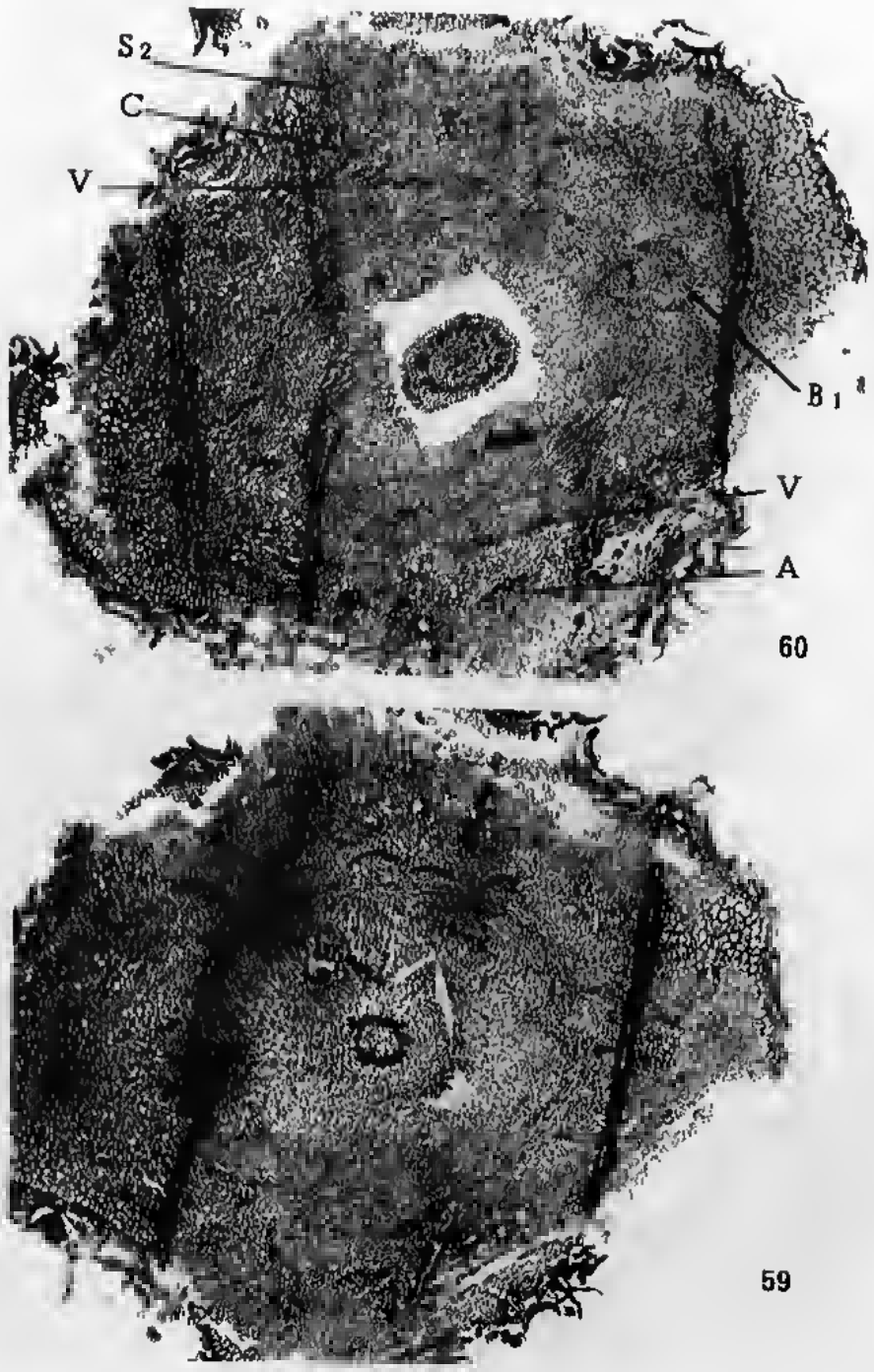
57

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source: MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

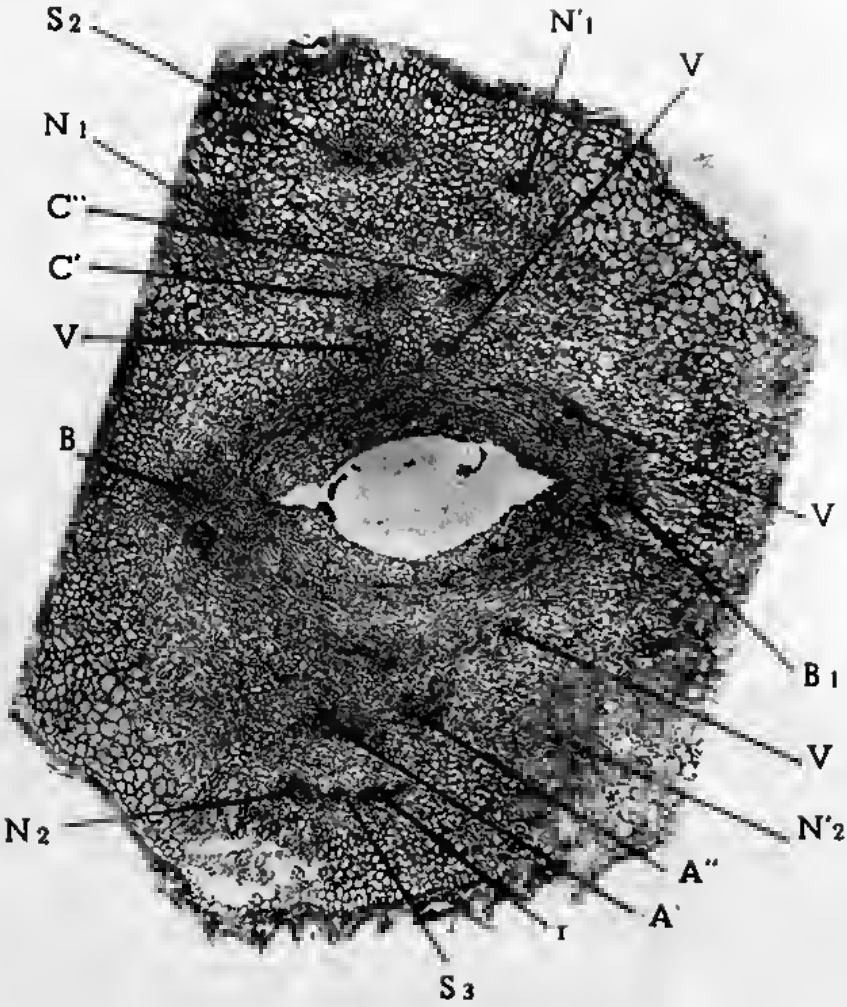


A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



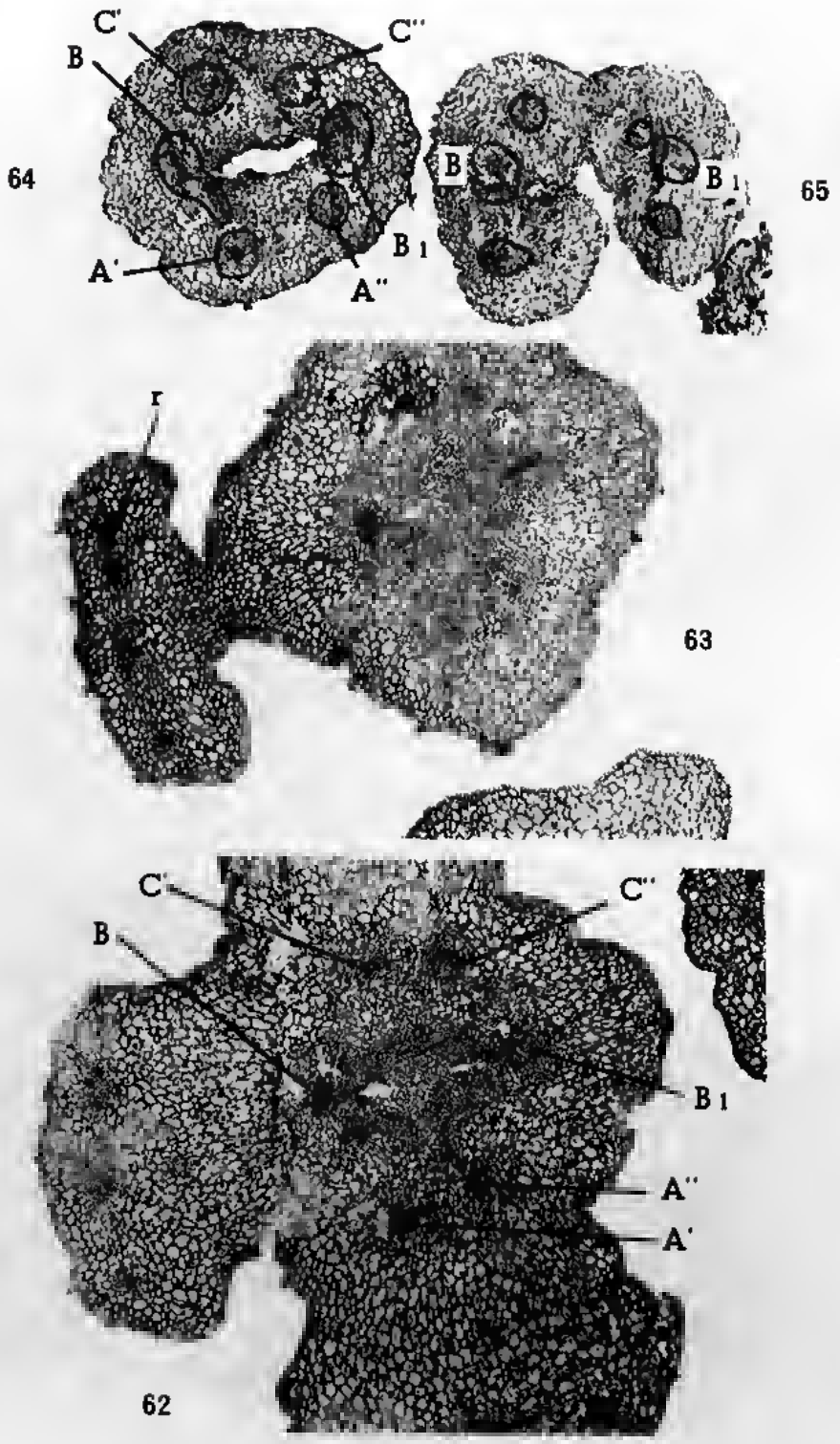
61

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

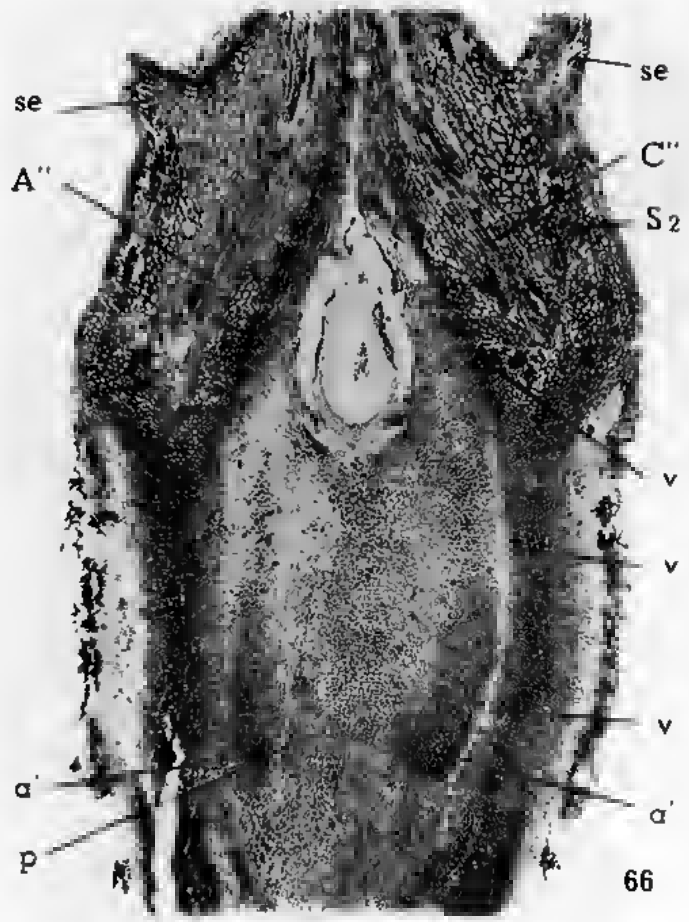


A. Barry imp.

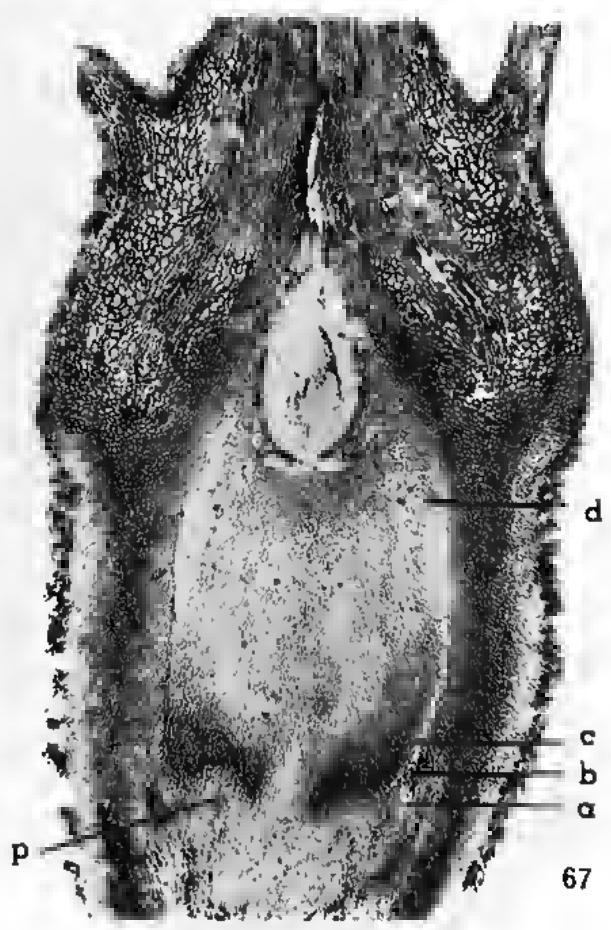
ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris



66

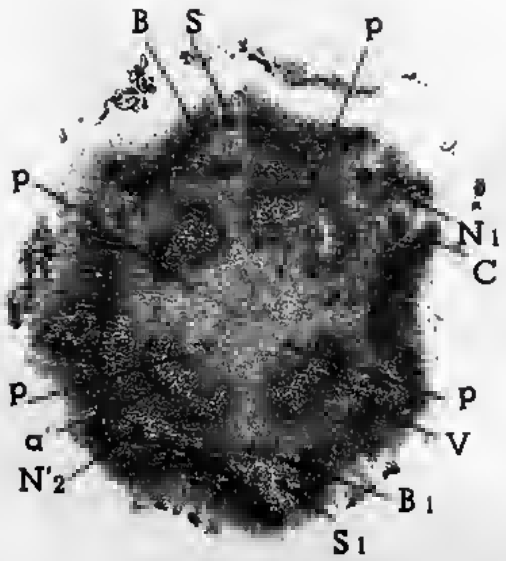


67

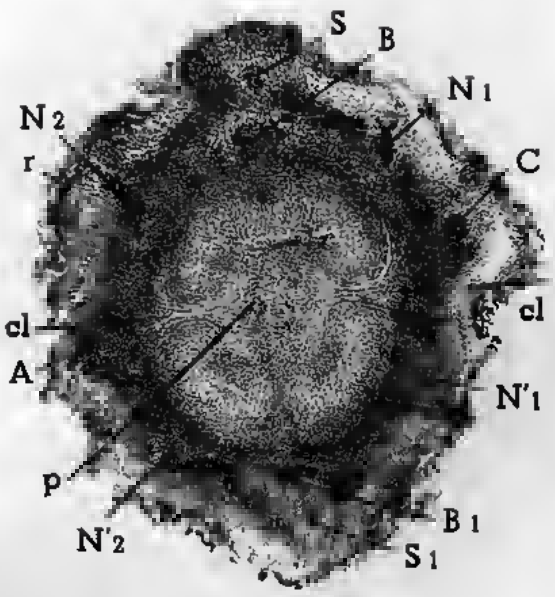
A. Barey imp., Paris

Source MNHN, Paris

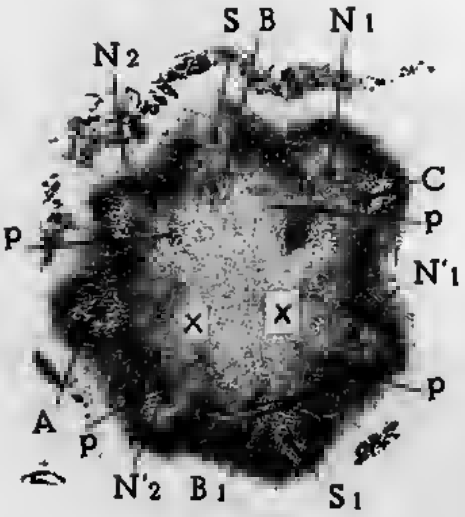
Source . MNHN, Paris



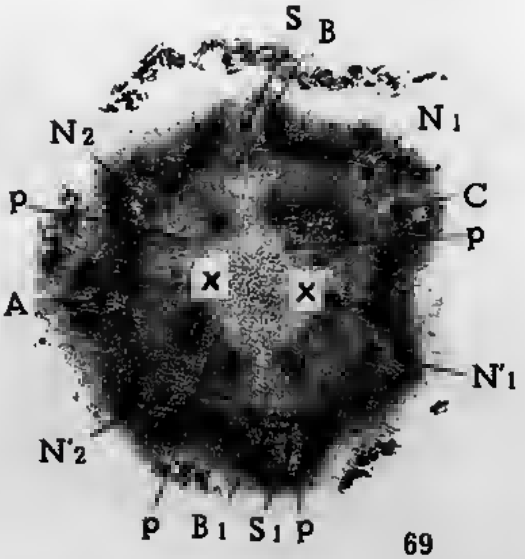
70



71



68



69

A. Barry imp.

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

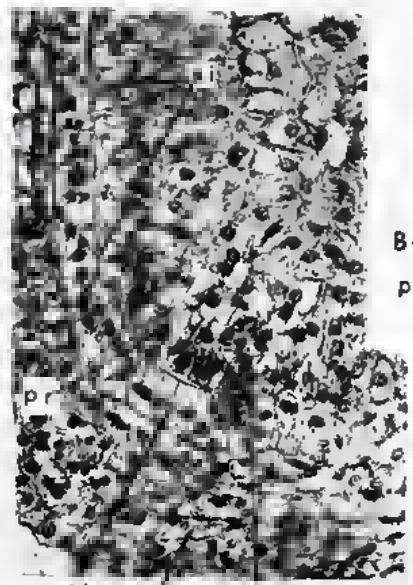


fig. 73

fig. 72

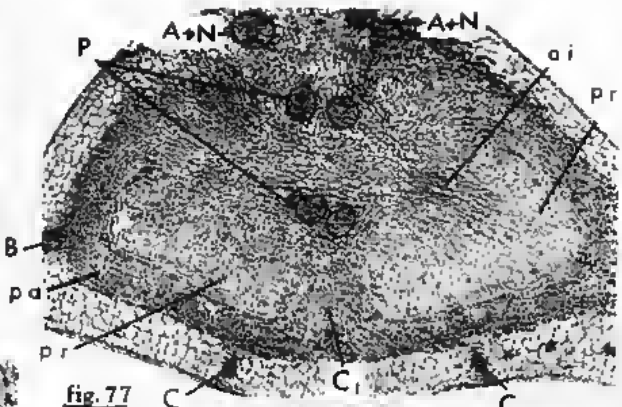


fig. 77

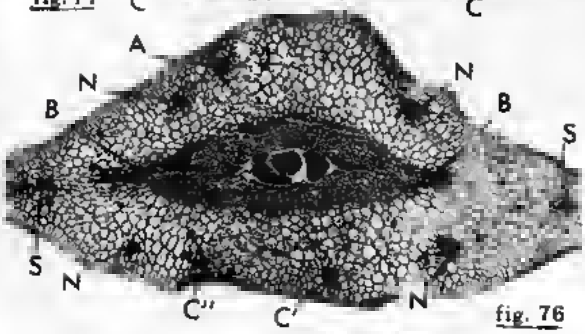


fig. 76

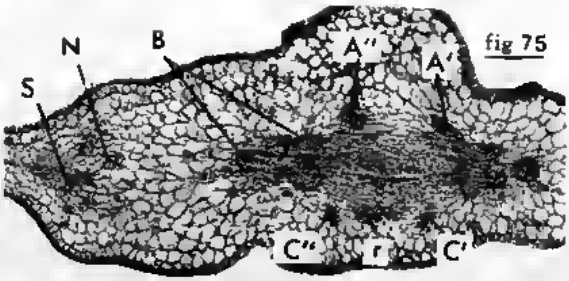


fig 75

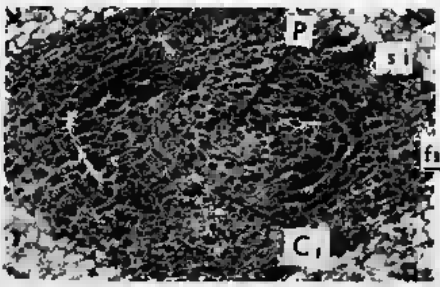


fig. 74

A. Barry imp., Paris

ÉTUDE SUR LES JUGLANDACEAE

Source : MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressés au *Muséum national d'Histoire naturelle, Service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

Compte chèques postaux : Paris 124-03.

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (commencé en 1895). Un volume in-8° par an.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, nouvelle série (commencée en 1936). In-8°, sans périodicité fixe.

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*. Un volume in-4° par an.

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (sans périodicité fixe). Paraît par fascicules in-8°.

Revue française d'Entomologie (Directeur : Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie). Paraît depuis 1934, in-8°.

Notulae systematicae (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie). Paraît depnis 1909, in-8°, sans périodicité fixe.

Index seminum Musei parisiensis (Laboratoire de Culture). Paraît depuis 1822. Echange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, anciennement *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture Coloniale* (Secrétaires : MM. J.-F. Leroy et J. Carayon). Paraît depuis 1954.

Revue Algologique (Directeur : M. R. Lami, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1924, in-8°.

Revue Bryologique et Lichénologique (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1874. in-8°.

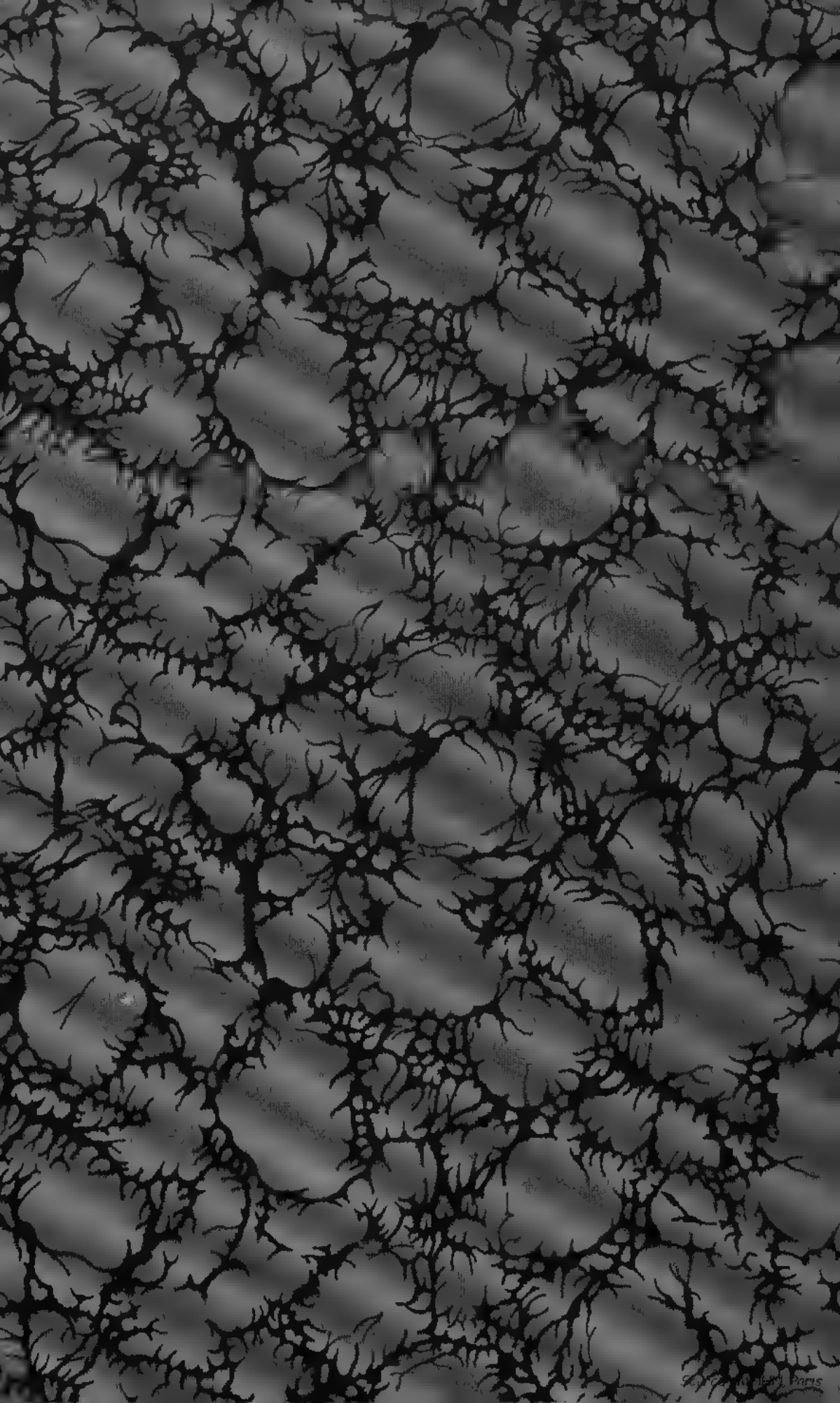
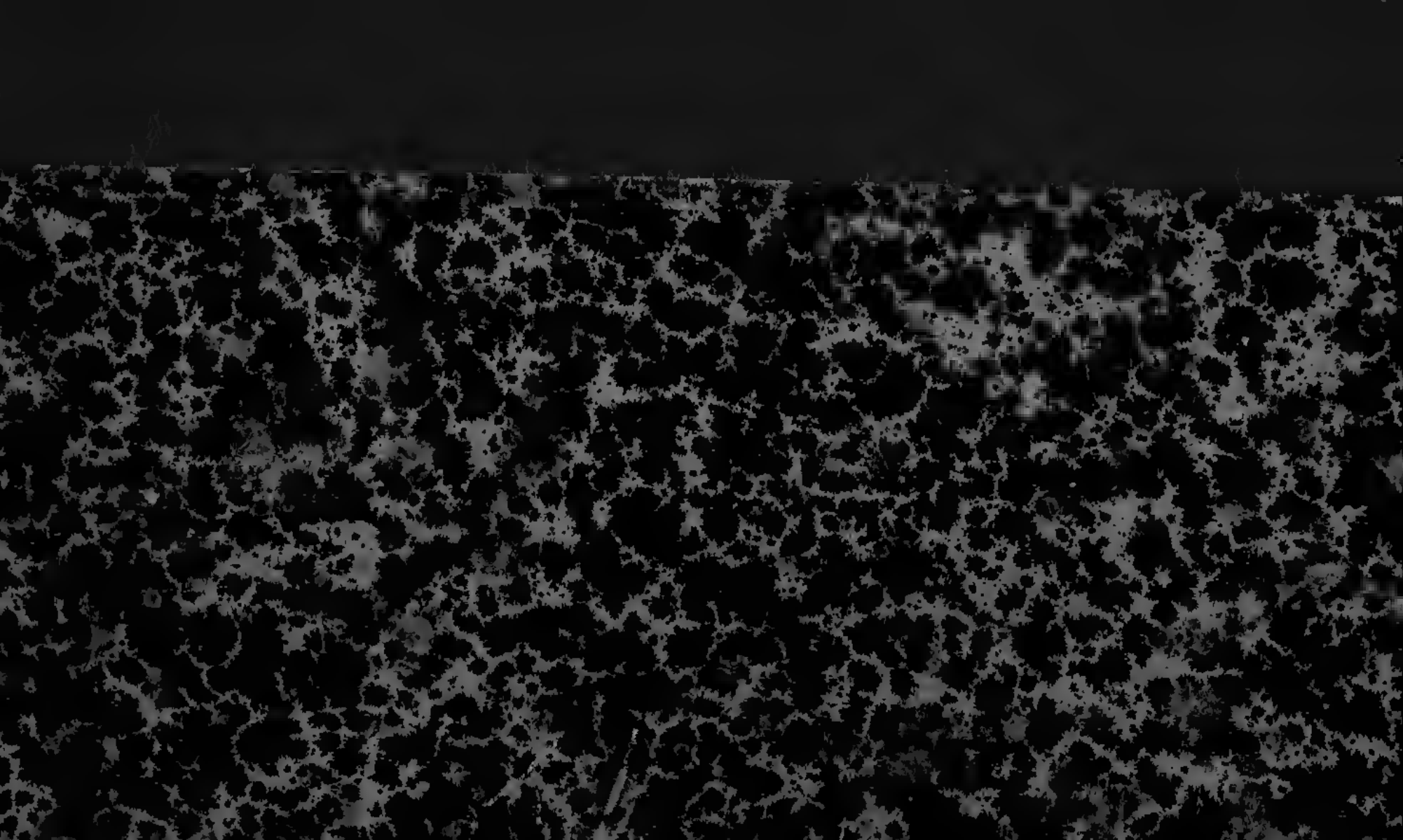
Revue de Mycologie, anciennement *Annales de Cryptogamie exotique* (Directeur : M. R. Heim). Paraît depnis 1928 ; in-8°.

Mammalia (Directeur : M. E. Bourdelle, laboratoire de Mammalogie). Paraît depnis 1936 ; in-8°.

Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle, à Dinard (Directeur : M. R. Heim, laboratoire maritime de Dinard). Paraît depnis 1928 ; in-8°.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris